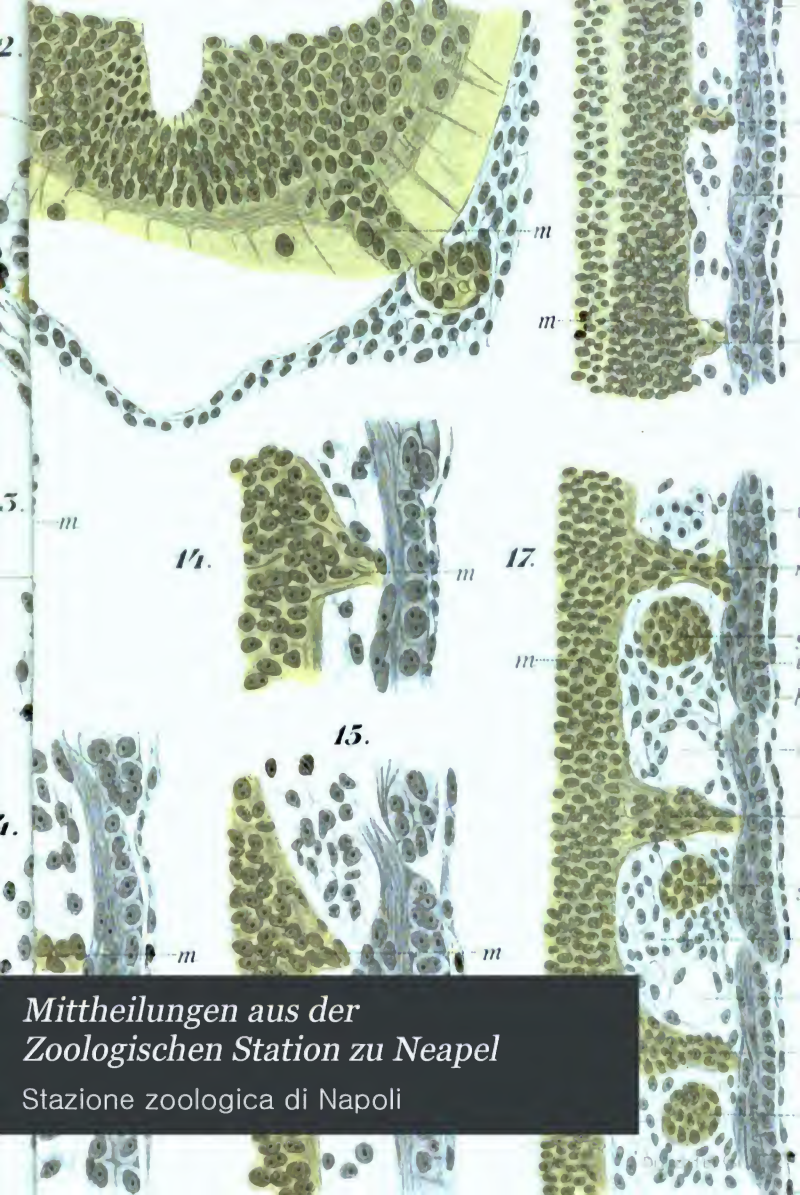
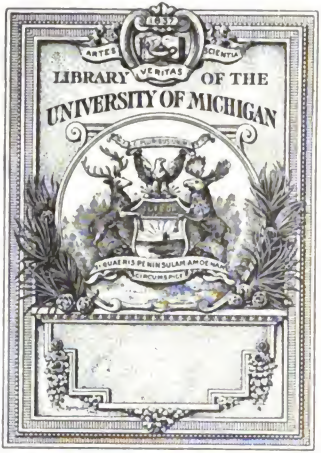


Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Stazione zoologica di Napoli



Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QL
1
N22

Digitized by Google

Digitized by Google

THEILUNGEN

[illegible]

HEN STATION [illegible]

[illegible]

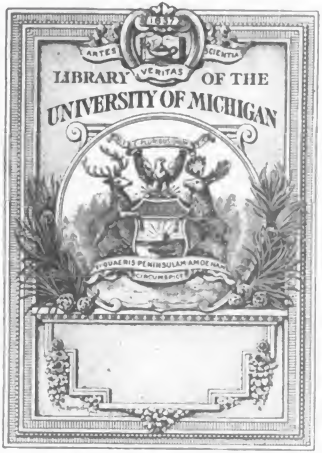
[illegible]

ID. BAND.

TAFELN [illegible]
[illegible]

BERLIN.
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN
[illegible]

Digitized by Google



Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QL
1
.N22

Digitized by Google

Digitized by Google

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

10. BAND.

MIT 40 TAFELN (1—22, 24—41) UND 2 ABBILDUNGEN IM TEXT, SOWIE MIT DEM AUTORENREGISTER ZU BAND 1—10.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1891—1893.

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhalt des zehnten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 21. Juli 1891.

Seite

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Von Anton Dohrn (Mit Taf. 1—5.) 16. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven 1

Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten. Erster Theil. Von C. v. Wistinghausen. (Mit Taf. 6 und 7.) 41

Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Par C. Pictet. (Avec les Planches 8—10.) 75

Wie bohrt *Natica* die Muscheln an? Von P. Schiemenz. (Mit Taf. 11.) . 153

Über das Färben mit Hämatoxylin. Von P. Mayer 170

Zweites Heft.

Ausgegeben den 30. December 1891.

La *Dolchinia mirabilis* (nouveau Tunicier). Par A. de Korotneff. (Avec les Planches 12 et 13 et une figure dans le texte.) 187

Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Wirbellosen. Neue Untersuchungen über das Nervensystem der Nemertinen. Von O. Bürger. (Mit Taf. 14 und 15.) 206

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Von A. Dohrn. (Mit Taf. 16—22.) 17. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen 255

Zur Kenntnis des Stoffwechsels der Fische, speciell der Selachier. Von E. Herter 342

Digitized by Google

Drittes Heft.

Ausgegeben den 16. Juli 1892.

Seite
Contractile und leitende Primitivfibrillen. Von St. Apáthy. (Mit Taf. 24.) 355
Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden. Von R. v. Erlanger. (Mit Taf. 25 und 26 und 1 Holzschnitt.) 376
Die Metamorphose von *Esperia lorenzi* O. S. nebst Beobachtungen an andern Schwammlarven. Von O. Maas. (Mit Taf. 27 und 28.) 408
Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei. Per F. Raffaele. (Con le tavole 29 a 31.) 441
Über das Färben mit Carmin, Cochenille und Hämateïn-Thonerde. Von P. Mayer. 480
Zur Kenntnis von Coccus cacti. Von P. Mayer. (Mit Taf. 32.) 505

Viertes Heft.

Ausgegeben den 1. April 1893.

Intorno ad un nuovo idroide. Per R. Zoja. (Con la tavola 33.) 519
Sviluppo e Morfologia degli Oxyrhynchi. Per G. Cano. (Con le tavole 34 a 36.) 527
Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. Von J. Hjort. (Mit Taf. 37—39.) 584
Eine neue Stauromeduse (*Capria* n. *Sturdzii* n.). Von G. Antipa. (Mit Taf. 40.) 618
Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1885 bis 1892. Von A. Dohrn. (Mit Taf. 41.) 633
Autorenregister zu Band 1—10 (1879—1893) 675

Berichtigungen:

Seite 477 Fig. 26—31 statt **Embrione 4** lies **Embrione 5.**
Band 9 Seite 645 letzte Zeile statt **1888** lies **1885.**

Digitized by Google

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 1—5.

16. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven.

In der 14. Studie (Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888 pag. 441 ff.) habe ich meine Erfahrungen über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven niedergelegt; ich will diese Angaben durch Darlegung der Beobachtungen, die ich an den motorischen Hirnnerven gemacht habe, jetzt vervollständigen.

Mein Aufsatz fand bald nach seinem Erscheinen eingehendere Besprechung durch His in seiner Schrift »Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark« (in: Abh. Math. Physik. Classe Sächs. Ges. Wiss. Leipzig 15. Bd. pag. 313—372). His glaubt, dass keine medullare Zelle aus dem Vorderhorn in die motorischen Nerven dauernd übergehe, während ich die Überzeugung aussprach, dass gewisse Zellen, deren Eindringen in die Wurzeln ich beobachtet zu haben glaube, darin blieben; freilich musste ich zweifelhaft lassen, welche Rolle ihnen etwa bei dem weiteren Aufbau der motorischen Nerven zufiele.

Meine damals geäußerten Anschauungen waren stark beeinflusst durch Bilder, die ich bei dem Studium der Entwicklung des vordersten aller motorischen Nerven gewonnen hatte, des Oculomotorius, an dem ich wiederholt deutliche Ganglienzellen wahrgenommen zu haben glaubte. Es war natürlich, dass ich bei dem Widerspruch,

Digitized by Google

den meine in der 14. Studie ausgesprochenen Ansichten bei einem der erfahrensten Kenner der Nervenentwicklung gefunden hatten, und bei der eignen Unsicherheit, die mir verblieben war, von Neuem meine Aufmerksamkeit auf die Phänomene richtete, welche die Entwicklung des Oculomotorius bei den Selachiern begleiten.

1. Der Oculomotorius.

Von allen motorischen Nerven ist mit Ausnahme vielleicht des Hypoglossus kein anderer zum Gegenstand so widerspruchsvoller Angaben und Deutungen geworden, wie der Oculomotorius. Er ist als dorsaler, als ventraler und als gemischter Nerv in Anspruch genommen worden; man hat ihm metamerischen Werth zu- und abgesprochen; er ist als Theilstück des Trigeminus definirt, und ihm sind alle Beziehungen zum Trigeminus geleugnet worden. Man hat Ganglien an ihm entdeckt, deren Ursprungsort man in der Ganglienleiste sah; man hielt sie dann für eine Abspaltung des G. ciliare; man schrieb sie einem eigenen G. oculomotorii zu, das nichts mit dem G. ciliare zu thun habe; man leugnete die Ganglien ganz und gar — kurz es war nicht mit ihm fertig zu werden. Auch der Verfasser dieser Studien hat sich vorzuwerfen, dass er halbe und unfertige Beobachtungen gelegentlich zu Papier gebracht hat, die sich contradictorisch widersprechen — ja er ist jetzt sogar gezwungen, seine erst vor einem Jahre gemachten Angaben über die Ursprungsart des Oculomotorius und dessen Beziehungen zu den in seinem Laufe vorkommenden Ganglien (Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopfproblems. in: Anat. Anzeiger 5. Jahrg. 1890 pag. 60) völlig zu widerrufen.

Dabei leuchtet ein, von welcher Bedeutung für die gesammten morphologischen Probleme des Wirbelthierkopfes, ja auch für die histogenetischen Probleme der Nervenentstehung die Entscheidung aller dieser Streitfragen sein musste — und wenn es trotz Allem nicht gelang, dieselben einigermaßen festzustellen, so durfte die Ursache davon wohl in der großen Schwierigkeit der Untersuchung, in der außerordentlichen Complication der Verhältnisse, unter denen der Oculomotorius entsteht und durch seine Entwicklung geräth, und schließlich in den überraschenden und die Tradition durchbrechenden Resultaten gesucht werden, die sich dabei ergeben haben.

Wenn ich es jetzt unternehme, diese Schwierigkeiten zu lösen oder wenigstens einen sicheren Boden für weiterbauende Forschung

Digitized by Google

zu gewinnen, so brauche ich, Angesichts der eben erwähnten Präcedentien, wohl kaum darum zu bitten, an das Nachstehende den Maßstab legen zu wollen, der so schwierigen Untersuchungen gebührt; ich glaube aber immerhin einige Schritte vorwärts gekommen zu sein und einige der fundamentalen Fragen, die mit der Entwicklung des Oculomotorius in Zusammenhang stehen, gelöst zu haben.

Meine Darstellung wird sich zunächst an die Embryonen von *Scyllium canicula* halten, welche in sehr viel deutlicherer Weise die auffallenden Phänomene der Entstehung des Oculomotorius enthüllen, als z. B. *Pristiurus*.

Die ersten Anfänge bemerkt man an Stadien, welche zwischen den Stadien *I* und *K* Balfour's liegen. Sie machen sich bemerklich als Aufhellung der basalen Partie des Mittelhirns, deren dicht gedrängte Medullarzellen beiderseits von der Mittellinie sich in dem »Randschleier« (His) vereinzelt vorschieben und zugleich jenes blassere Aussehen haben, welches ich schon bei der Bildung der motorischen Spinalnerven als der Bildung der Nerven vorausgehend erwähnte (14. Studie S. Bd. 1888 pag. 451).

Das Plasma dieser helleren Zellen tritt nun an einzelnen Stellen aus der ventralen Begrenzung des Mittelhirnes hervor und bildet feine Ausläufer, die ersten Anfänge des Oculomotorius, welche zu einem unregelmäßigen Netz zusammentreten, das erst in gewisser Entfernung von der Bodenplatte des Mittelhirnes, etwa in der Mitte des von sehr locker gefügten Mesodermzellen eingenommenen Innenraumes der Kopfbeuge, oberhalb und zur Seite des umgebogenen vorderen Chorda-Endes, ein schmales Nervenstämmchen aus sich hervorgehen lässt. Dieses Netz bietet in der That einen merkwürdigen Anblick. Es macht einen durchaus verschiedenen Eindruck von der Anlage der motorischen Spinalnerven. Seine Maschen erscheinen gebildet durch das Aneinanderfließen von Fortsätzen großer Zellen, deren Kern in der Plasmamasse selbst befindlich bleibt; eine Anzahl dieser Fortsätze stammen unmittelbar aus dem Mittelhirne. Wo weiterhin das Netz zu dem dünnen Nervenstämmchen wird, liegen einige lange schmale Kerne demselben an, auch finden sich deutliche Kerntheilungsfiguren an einigen derselben.

Vielleicht wird ein mit dem Anblick von Schnitten von Selachierembryonen aus dem Balfour'schen Stadium *K* und *L* vertrauter Forscher sofort die Vermuthung äußern, dass dieses Netz nichts Anderes sei, als die ausgetretenen Oculomotoriusfasern, umgeben und

Digitized by Google

verknüpft durch die netzförmig verbundenen Mesodermzellen. In der That liegt eine solche Deutung sehr nah. Wenn ich mich dennoch nicht entschließen kann, derselben zuzustimmen, so bewegen mich dazu zwei Gründe.

Der erste besteht in der Beobachtung, dass unmittelbar am Anfang der Plasma-Ausflüsse, welche zur Bildung des Oculomotorius zusammentreten, Zellen sich finden, die halb im Medullarrohr, halb außerhalb desselben liegen, gerade wie ich es an den Wurzeln der Spinalnerven beobachtete. Die zweite Thatsache ist auch schon von Andern festgestellt worden, dass im Oculomotorius der erwachsenen Selachier und auch anderer Wirbelthiere Ganglienklümpchen und zerstreute Ganglienzellen vorkommen.

Ich werde weiter unten von diesen Oculomotoriusganglien ausführlicher zu reden haben, hier will ich nur bemerken, dass diese Ganglienzellen und Ganglienklümpchen **nicht** aus der Trigeminusplatte herstammen, sondern von Anfang an dem auswachsenden Oculomotorius angehören, da sie sich schon bei Embryonen zahlreich auf derjenigen Strecke desselben vorfinden, welche zwischen Mittelhirn und der Kreuzungsstelle mit dem G. mesocephalicum seu ciliare Aut. verläuft, ja sogar dicht an der Austrittsstelle des Oculomotorius aus dem Mittelhirne auch schon erkennbar sind, ehe irgend eine Verbindung mit dem G. mesocephalicum besteht.

Diese beiden Thatsachen lassen jenes oben erwähnte Netz von Nervenfasern in anderem Lichte erscheinen, als es wohl sonst erscheinen möchte. Ich lege an dieser Stelle kein ausschlaggebendes Gewicht auf den Umstand, dass die Kerne des Nervennetzes größer sind, als fast alle umliegenden Mesodermkerne — es wäre immerhin möglich, dass ihre Lage an den Nervenfasern sie flacher und darum größer erscheinen ließe, als die Mesodermzellen. Aber die Thatsache, dass dicht neben diesem Netze einige ähnliche Kerne liegen, deren einer eben Anstalt trifft, aus dem Medullarrohre auszutreten, während die beiden anderen demselben dicht anliegen, und der Umstand, dass in späteren Stadien eine größere Zahl solcher Zellen im Begriff des Austretens beobachtet werden können, lässt die Vermuthung berechtigt erscheinen, dass auch schon die Kerne dieses Anfangsnetzes ausgetretene Medullarelemente seien.

Digitized by Google

Man könnte vielleicht behaupten, dass jene zahlreicheren Elemente, die ich auf Taf. 1 Fig. 1—13 *b* abgebildet habe, Medullarzellen im Begriffe des Zurücktretens seien; oder überhaupt nicht Medullarzellen, sondern Mesodermzellen seien, welche sich in die Randzone des Mittelhirnes eingedrängt, oder dem ausgetretenen Nervenplasma so dicht angeschmiegt haben, dass sie wie ein dazu gehöriger Kern erscheinen. Alle diese Beobachtungen wären an sich selbst vielleicht nicht entscheidend, eine so der Tradition widersprechende Thatsache, wie das Vorkommen von Ganglienzellen in einem motorischen Vorderhornnerven, festzustellen. Aber die unzweifelhafte Thatsache, dass sich in dem Lauf des Oculomotorius Ganglienzellen nicht nur vereinzelt, sondern in außerordentlich großer Zahl vorfinden, deren Herkunft nicht aus irgend einem Ganglion der Ganglienleiste, auch nicht aus Zellen der lateralen Ganglien abgeleitet werden kann, macht es mehr als wahrscheinlich, dass sie eben aus dem Vorderhorn austreten, und dass die Fig. 1—13 in der That den Austritt solcher Zellen bezeichnen.

Das Punctum saliens der Beweisführung muss somit dahin verlegt werden, das Vorkommen dieser Ganglienzellen im Laufe des Oculomotorius nachzuweisen, ehe derselbe mit irgend einem Ganglion des Kopfes in Contact tritt.

Dieser Nachweis lässt sich auf zweierlei Weise führen: die eine betrifft das zeitliche, die andere das räumliche Auftreten der Ganglienzellen im Oculomotorius.

Dasjenige Ganglion der Ganglienleiste, welches allein in Frage kommen kann, wenn es sich darum handelt, die Ganglien des Oculomotorius aus ihm abzuleiten, ist das G. mesocephalicum BEARD (ciliare Aut.). Theilstück der Trigeminusplatte[1]. Über seine Entstehung und anfängliche Entwicklung werde ich in einer späteren Studie ausführliche Mittheilungen machen, die ich hier nicht vorausnehmen will. Dass es seiner Entstehung nach nichts mit dem Oculomotorius zu thun hat, geht aus den früher schon von anderen Autoren gegebenen Nachrichten hervor: ist es doch das erste Ganglion der Ganglienleiste, das sich gesondert beobachten lässt, und zwar zu einer Zeit, in der an die Wurzelbildung der Oculomotoriusfasern noch nicht zu denken ist.

Der Oculomotorius findet mit seinem nach abwärts wachsenden Stamme das G. mesocephalicum fertig

[1] Ich schließe mich jetzt der Terminologie von BEARD durchaus an.

Digitized by Google

zwischen den Wandungen der 1. und 2. Kopfhöhle liegen. Er trifft auf dasselbe, umwächst es aber an der inneren Seite und breitet seine Fasern an der hinteren und unteren Peripherie der 1. Kopfhöhle aus, während das G. mesocephalicum zunächst einen Ast dicht neben und vor dem Oculomotorius längs der Hinterseite der 2. Kopfhöhle absendet, mit seinem Hauptstamme aber, der zum N. ophthalmicus profundus wird, über die Außenseite derselben hinzieht (Taf. 2 Fig. 1—13).

Bevor der Oculomotorius aber auf das G. mesocephalicum stößt, erkennt man in seinem Laufe eine Anzahl von nahe an einander liegenden runden und ovalen Zellen (Taf. 2 Fig. 2 *n*, Fig. 3 *c*). Dieselben liegen zumeist dicht vor der Kreuzungsstelle mit dem G. mesocephalicum. Die Richtung ihrer Längsachse ist senkrecht zu der der Ganglienzellen des G. mesocephalicum, sie stehen auch eine Strecke weit von demselben ab, so dass man schwerlich dazu berechtigt ist, sie als aus demselben in den Lauf des Oculomotorius übergegangen anzusehen, wie es von so vielen Autoren, früher auch von mir selbst angenommen worden ist. Diese Zellen sind es aber, aus denen in etwas späteren Stadien eines der Ganglien des Oculomotorius hervorgeht. Die Dicke des Oculomotorius in dieser frühen Periode beträgt vielleicht 4 bis 6 Fasern, es ist aber bemerkenswerth, dass er an seinem unteren Ende stärker erscheint, als an seinem oberen. Auch an dem distalen Ende des Oculomotorius, unterhalb der Kreuzungsstelle mit dem G. mesocephalicum, erkennt man deutlich zu dieser frühen Zeit zwei Gruppen von Ganglienzellen, deren eine am Eintritt des Nerven in sein Endgebiet, den M. obliquus inferior, gelegen ist, während die zweite, in mancher Beziehung interessantere, etwas oberhalb davon an der Stelle sich befindet, wo die Arteria chorioidalis, bekanntlich die Verlängerung der Spritzlochvene, den Lauf des Oculomotorius kreuzt, um sich an die Innenseite des Bulbus zu begeben und daselbst später die Gefäße der Chorioidea herzustellen. Auch diese beiden Gruppen von Ganglien sind dem Oculomotorius schon ein- resp. angelagert, ehe irgend eine Verschmelzung mit dem G. mesocephalicum stattfindet.

Nun ist es ja bekanntlich schwierig, in frühen Stadien der Entwicklung isolirte Ganglienzellen von Mesodermzellen zu unterscheiden, und desshalb könnte man diese drei Oculomotoriusganglien für Anhäufungen von Mesodermzellen halten, wäre nicht, wie schon oben

Digitized by Google

bemerkt, durch Schwalbe und Andere nachgewiesen, dass in der That auch bei erwachsenen Selachiern und bei anderen Vertebraten an denselben Localitäten deutliche Ganglienzellanhäufungen existiren, und könnte man nicht die weitere Entwicklung dieser Zellen zu wirklichen Ganglienzellen bei älteren Embryonen mit größter Sicherheit verfolgen.

Dadurch aber wird es zur Thatsache, dass in den Lauf des entstehenden Oculomotorius Ganglienzellen gerathen, und dass diese Ganglienzellen keinen anderen Ursprung haben können, als die Region des Vorderhornes im Mittelhirn.

Nach Feststellung dieser Thatsache ergab sich die Nothwendigkeit, die Entstehung und die ersten embryonalen Stadien des Oculomotorius von dem Gesichtspunkte aus zu untersuchen, ob es nicht gelänge, den Austritt von Medullarzellen in die Wurzeln des Nerven direct zu beobachten.

Auch das gelang. Ich habe oben schon von dem Netz plasmatischer Ausflüsse von Medullarzellen gesprochen, welche den Anfang des Oculomotorius bilden. Ich kann mittheilen, dass bald nach der Bildung dieses Netzes Medullarzellen im Moment des Austrittes aus dem Medullarrohre und Übertrittes in dieses Wurzelnetz von mir beobachtet worden sind (Taf. 1 Fig. 1—13). Diese Zellen treten theils vereinzelt, theils in mehrfacher Zahl neben oder hinter einander aus, wie die Abbildungen erweisen. Auch zeigen Fig. 10 und 11, dass die Kerne als lange blasse Stäbchen mit dem ausfließenden Plasma von tieferen Schichten des Vorderhornes durch die davor liegenden dichten Fasergeflechte der weißen Substanz durchpassiren.

Durch diese Beobachtungen, welche an *Scyllium canicula* und *catulus*, *Torpedo* und *Raja* gemacht sind, erfahren nun Thatsachen eine definitive Deutung, die ich früher schon öfters gemacht, dann aber des anomalen Charakters halber wieder aufgegeben hatte. Es finden sich nämlich bei **allen** Embryonen der Selachier Ganglienzellen in demjenigen Theile des Oculomotorius, welcher zwischen dem Mittelhirn und dem ersten Theilungspunkt des Nerven, wo er den Ast zum M. rectus superior abgiebt, sich erstreckt, also an seinem eigentlichen Stamme. Ja, in gewissen Stadien trifft man diese Zellen am zahlreichsten gerade an den Wurzeln und auf der ersten basalen Hälfte des Stammes an. Auf Taf. 2 Fig. 5—9 sind solche Ganglienzellen in concentrirten Anhäufungen von einem *Raja*-Embryo

Digitized by Google

abgebildet; auch in späteren Stadien findet man sie daselbst noch, aber je weiter sich der Embryo entwickelt, um so seltener werden sie. Deutliche Anhäufungen solcher Ganglienzellen sind bei *Torpedo*, *Mustelus* und *Scyllium* leicht zu beobachten, ich bilde sie aber nicht weiter ab, um die Zahl der Abbildungen nicht ins Ungemessene zu vermehren.

Diese Anhäufungen von Zellen habe ich seit Jahren gekannt und anfänglich, auch ihrer äußeren Erscheinung halber, als Ganglien gedeutet. Ihr Vorkommen bewog mich, das von mir beobachtete Eintreten von Medullarzellen in die Anfänge der motorischen Spinalnerven in der Weise hervorzuheben, wie es in der 14. Studie geschehen ist. Später ward ich wieder an der Natur jener Zellen des Oculomotorius als Ganglienzellen irre und hielt sie für Anhäufungen von Mesodermzellen (Anat. Anzeiger 5. Jahrg. pag. 60). Jetzt aber bin ich zur definitiven Überzeugung gelangt, dass es sich um Ganglienzellen handelt.

Den Beweis hierfür liefert gerade diejenige Strecke des Oculomotorius, welche zwischen dem Medullarrohr und dem G. mesocephalicum verläuft, also diejenige, welche von dem Verdachte absolut frei bleibt, durch Anlagerung an ein existirendes Ganglion der Trigeminusplatte Ganglienzellen in sich aufgenommen zu haben. Mag es auch schwer, ja unmöglich sein, mit unseren heutigen Conservirungs- und Färbungsmethoden ausgetretene Medullarzellen und angelagerte Mesodermzellen in frühen Embryonalstadien zu unterscheiden; je weiter sich die Ganglienzelle entwickelt, um so sicherer gelingt es, dieselbe von den Mesoderm- resp. Neurilemm bildenden Zellen zu unterscheiden. Konnte es also zweifelhaft bleiben, ob die Anhäufungen von Zellen am oberen Theil des Oculomotorius aus Medullar- oder Mesodermzellen bestehen, so schwand dieser Zweifel, als es mir gelang, bei einem Embryo von *Raja* (Taf. 2 Fig. 10—12), der beträchtlichere Größe besitzt, einige ausgebildete Ganglienzellen aufzufinden, die nur durch Umwandlung jener Zellanhäufungen entstanden sein können, welche auf Taf. 2 Fig. 5—9 abgebildet sind. Zugleich liefern aber diese Zellen auch den Beweis, dass die größere Zahl derselben verschwinden. Was aus ihnen wird, ob sie einfach zu Grunde gehen, oder vielmehr Umwandlungen erleiden, das will ich nicht an dieser Stelle erledigen: wir werden weiter unten sehen, dass die histogenetischen Vorgänge bei der Bildung der motorischen Nerven von Neuem auf die Frage untersucht werden müssen, ob nicht doch zahlreiche Medullarzellen in ihren Lauf auf-

Digitized by Google

genommen werden, und welche Bedeutung sie für den histogenetischen Aufbau des Nerven, resp. auch für die Urgeschichte des Nervensystems haben.

2. Zur Entwicklung des Trochlearis.

Leider bin ich nicht im Stande über die allererste Entstehung dieses Nerven Angaben zu machen. Ich kann denselben erst sehen, wenn er bereits eine gewisse Länge erreicht hat. Dies ist um so bedauernswerther, als sein merkwürdiger Abgang von der dorsalsten Kuppe des Mittelhirns trotz seiner Natur als motorischer Nerv ein bisher ungelöstes topographisches Problem bildet, ein Problem, das noch complicirter wird durch die auffallende Chiasmabildung, der seine Fasern unterliegen.

Der Trochlearis theilt mit den übrigen Augenmuskelnerven zwei Eigenthümlichkeiten: er ist wie sie einer der spätest entstehenden Nerven, vielleicht der späteste; und wie sie verläuft er erst auf geraumer Strecke durch embryonales Mesoderm, ehe er an sein Endgebiet, den M. obliquus superior, gelangt. Beide Eigenthümlichkeiten bilden bei der phylogenetischen Betrachtung des Trochlearis wie seiner beiden Genossen eine weitere Instanz, die bisher allzu wenig in Rechnung gestellt worden ist. Auch wäre wohl gerade der Trochlearis ein Nerv, dessen Betrachtung für das Problem der Verbindung zwischen entstehendem Nerv und seinem Endorgan von ganz besonders schwieriger Natur ist, da die auswachsenden Fasern kein vorgebildetes Organ zu ihrer Verfügung haben, an dem entlang sie sicher zu ihrem Endorgan herantreten könnten, welches so weit von dem Austrittspunkt entfernt liegt, wie bei keinem anderen motorischen Nerven.

Des Problematischen ist aber auch damit noch nicht genug. Wie ich schon früher (Anat. Anzeiger 5. Jahrg. 1890 pag. 61 und 15. Studie, Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1890 pag. 346) erwähnt habe, findet sich bei Embryonen mehrerer Selachier — nach Hoffmann auch bei Reptilien — dem Trochlearis ein Ganglion angelagert, dessen Ursprung von mir in einer späteren Studie nachgewiesen werden soll. Ich gebe einige Abbildungen, die von *Torpedo*-Embryonen genommen sind und das Ganglion resp. die Ganglien, um welche es sich hier handelt, in situ darstellen (Taf. 3 Fig. 1—6 *a*). Bei *Torpedo* wird es fast regelmäßig gefunden, aber nicht immer an derselben Localität. Ja, sogar auf den beiden Seiten desselben Embryos können

Digitized by Google

Differenzen der Lagerung vorkommen; ich besitze auch einige Embryonen, bei denen es auf der einen Seite kräftig entwickelt ist, auf der anderen aber fehlt. Ich habe es auch bei *Raja*, *Scyllium* und *Mustelus* nachweisen können — aber bei all diesen Embryonen findet es sich nur in den früheren Stadien. Bei Embryonen von *Torpedo ocellata*, die mehr als 30 mm Länge messen, habe ich es nie mehr angetroffen. Mitunter gewahrt man eine Ganglienmasse den Fasern des Trochlearis dicht angelagert, als bildete sie einen Theil seiner Fasern (Taf. 3 Fig. 4 *b*), gleichzeitig aber besteht eine andere Ganglienzellanhäufung davon getrennt (Fig. 5). Beide Ganglien senden Fortsätze aus, als wollten sie wirkliche Nervenfasern bilden — aber ich habe mich bisher nicht davon überzeugen können, dass es sich um vollkommen ausgebildete peripherische oder Wurzelfasern handle; ich habe zwar in den betreffenden Ganglien die charakteristische Umwandlung ihrer Zellen zu spindelförmigen Elementen beobachten können, welche mit der Bildung echter Nervenfasern verbunden ist, aber ob dieser Process wirklich dazu führt, sensible Fasern in den Lauf des Trochlearis einzuschalten, muss ich dahin gestellt sein lassen[1]. Diese Frage zu entscheiden wird wohl nur der ana-

[1] Sollten dieses vergängliche Ganglion und seine Fasern vielleicht doch nicht ganz vergänglich sein? Bei den älteren Anatomen finden sich Angaben über »knotiges Ansehen des Trochlearis« (Arnold, in: Treviranus, Zeitschrift für Physiologie 2. Bd. Heft 1. 1826. pag. 165). Freilich nimmt Arnold drei Jahre später diese Angabe wieder zurück (dieselbe Zeitschrift 3. Bd. pag. 151), aber vielleicht variirt auch bei Säugethieren dieses Vorkommen. Varrentrapp beschreibt den N. tentorii cerebelli (Observat. anatom. de parte cephalica nervi sympathici 1832) mit den Worten (pag. 33): »Ramulum illum, quem Arnoldus primus in dissertatione inaugurali a nervo trochleari retrorsum ad duram matrem decurrentem et plerumque ex nervi laudati ganglio parvo orientem descripsit, equidem saepissime reperi.« Varrentrapp spricht sich nicht deutlich aus, ob er auch ein Ganglion beobachtet hat. Wohl aber bestätigt Bidder dasselbe (Neurolog. Beobachtungen, Dorpat 1836 pag. 16) mit den Worten: »Schon Arnold und Varrentrapp bemerkten an der Stelle des N. trochlearis, wo die Nervi tentorii cerebelli abgehen, häufig ein Knötchen; ich konnte ein solches ‚nicht immer' sehen, wohl aber beständig eine veränderte Färbung desselben, wie auch die Hirnhautnerven selbst durch ihr ganzes Aussehen sich deutlich als organische Zweige erwiesen.«

Ob diese N. tentorii cerebelli mit den oben beschriebenen sensiblen Fasern jenes vergänglichen Ganglions zusammenhängen, würde wohl nur durch eine erneute monographische Bearbeitung des N. trochlearis festgestellt werden können, welche in ähnlicher Weise unternommen werden müsste, wie die Bearbeitung des Oculomotorius durch Schwalbe. Die Möglichkeit liegt sehr nahe, dass es sich nur um Äste des Ophthalmicus superficialis p. facialis handelt,

Digitized by Google

tomisch histologischen Untersuchung ausgewachsener Formen gelingen, wie dieselbe das Vorkommen von Ganglienzellen im Oculomotorius nachwies, lange bevor es gelang, auf entwicklungsgeschichtlichem Wege die Herkunft dieser Ganglienzellen festzustellen. Bleibt nun auch bei dem Oculomotorius zweifelhaft, welcher Natur die ihm angehörenden Ganglienzellen sind, so würde darüber bei dem Trochlearis kein Zweifel sein können, da, wie gesagt, die erratischen Ganglien, von denen ich eben spreche, nachweisbare Producte der Trigeminusplatte, also der Ganglienleiste sind.

An der Stelle, wo eine Anzahl von Ganglienzellen sich dem Laufe der Trochlearisfasern unmittelbar anschmiegen, mitunter auch schon vorher, sieht man auch meistens eine Theilung dieser Fasern, eine Astbildung, die aber, wie es scheint, in vielen Fällen nur zur Bildung einer Schleife führt. Es sind freilich schon bei anderen Wirbelthieren, sogar beim Menschen, Spaltungen im Faserverlauf des Trochlearis beobachtet worden, aber doch nur als Varietäten; bei den *Torpedo*- und anderen Selachier-Embryonen ist es aber fast Regel, dass der Trochlearis, wenn er seinen Weg durch das embryonale Mesoderm macht, sich spaltet — ja oft sieht man, wie diese Äste einzeln von Knorpelzellen umwachsen werden, so dass sie nachher jeder für sich durch einen eigenen Knorpelcanal das Cranium verlassen, aber doch in vielen Fällen wieder zu einem Stamme vereinigt werden, der sich an den M. obliquus superior begiebt. Diese Verästelung erzeugt gelegentlich auch irreführende Beziehungen, zumal mit Zweigen des Ophthalmicus superficialis p. major s. facialis. Diese Zweige machen häufig den Eindruck, als gehörten sie zu dem Trochlearis, aber bei genauerer Verfolgung ihres Laufes wird man fast immer finden können, dass sie dem mächtigen Ophthalmicus und nicht dem wesentlich schmächtigeren Trochlearis angehören.

3. Die Entwicklung des Abducens.

Die ersten Angaben über die Entwicklung des Abducens verdanken wir, eben so wie über die beiden vorhergehenden Augenmuskelnerven, Milnes Marshall, der diese Nerven sowohl beim Hühnchen, wie bei den Selachiern zuerst in frühen Stadien beobachtete. Freilich

deren Verwechslung mit jenem Trochlearisgeflecht sehr nahe liegt, auch schon bei den Embryonen leicht irre führt.

Für die eben erwähnten Citate bin ich der Güte und freundlichen Zuvorkommenheit Professors W. Krause in Göttingen verpflichtet.

Digitized by Google

sind diese Angaben MARSHALL's heute nicht mehr erschöpfend, auch in manchen Einzelheiten weder thatsächlich richtig, noch auch in ihrer Deutung aufrecht zu halten — was wir oben bereits sahen.

Vom Abducens hat MARSHALL Abbildungen geliefert, welche den Nerven schon als aus 4—7 Wurzelsträngen entstehenden Stamm zeigen, aber nicht zur Anschauung bringen, wie diese einzelnen Wurzelstränge sich bilden.

Ich habe mich bemüht, diese Lücke auszufüllen, und kann neue Abbildungen liefern, welche die ersten Stadien besser illustriren. Es ergiebt sich, dass die ersten Anfänge des Nerven zu einer Zeit auftreten, welche dem Stadium *L* BALFOUR's entspricht. Zu dieser Zeit habe ich den Abducens aus zwei Wurzelfasern entstehen sehen, die ziemlich weit von einander getrennt sind, aber in einander fließen. Die Breite dieser Fasern entspricht je einer Zelle, es ist also wahrscheinlich, dass die Plasmamasse, aus der sie bestehen, nur einer oder höchstens zwei Medullarzellen angehört. Bei dem gleichen Stadium eines *Mustelus*-Embryos finde ich die Zahl der Plasmaausflüsse beträchtlich größer: ich zähle deren sechs auf jeder Seite. Auch gehen sie nicht gleich fast wagerecht aus dem Medullarrohre ab, sondern treten nach abwärts in z. Th. wohlgerundeten Bögen hervor (Taf. 4 Fig. 2—5').

Bei einem Embryo von *Pristiurus*, aus dem BALFOUR'schen Stadium *L'*, sind die Plasmaausflüsse zur Bildung des Abducens gleichfalls schon zahlreicher, als bei dem vorher geschilderten Embryo von *Scyllium canicula*, sie sind auch gleichzeitig breiter und setzen sich zu netzförmigen Maschen (Taf. 4 Fig. 6 u. 7) zusammen, aus denen ein nach vorn, parallel der Grundlinie des Medullarrohres laufender Nerv hervorgeht, der aber kaum bis an seinen Endbezirk, die noch nicht zur Muskelbildung vorgeschrittene dritte Kopfhöhle, herangewachsen ist. Innerhalb des Netzwerkes und an den Wurzelfasern des Nerven sieht man Zellen liegen, welche größer erscheinen, als die umliegenden Mesodermzellen; ähnliche Zellen liegen auch innerhalb des Medullarrohres gerade an den Stellen, aus denen die Plasmaausflüsse hervorgehen, welche die Wurzeln des Abducens bilden. Immerhin aber ließe sich aus diesem Bilde keineswegs mit Sicherheit folgern, dass diese Kerne resp. Zellen aus dem Medullarrohre stammen: ihre Größe ließe sich auch so erklären, dass sie durch Anlagerung an die nervöse Plasmamasse sich mehr abplatten, als die umliegenden, netzförmig durch Ausläufer verbundenen Mesodermzellen. Wenn ich trotzdem vermuthe, dass schon

Digitized by Google

diese Zellen Medullarzellen seien, so ist das ein Schluss, den ich auch hier wieder aus Beobachtungen ziehe, die an späteren Stadien gemacht sind und weiter unten ausführlich beschrieben werden sollen.

Es ist nun auffallend, dass die Wurzeln des Abducens — meist sind es vier Stränge, es kommen aber auch bis zu sieben vor — bei ihrem Austreten schon die Richtung nach vorn einschlagen, die hintersten am deutlichsten, die vorderen weniger ausgesprochen; sie scheinen durch die Chorda und deren mesodermale Bekleidungsschichten, aus welchen später das Cranium sich bildet, an einem Wachsthum nach abwärts gehindert zu werden. Dass aber der ganze N. abducens sich in horizontaler Richtung nach vorn wendet, hängt mit der Verschiebung der bisher sog. dritten Kopfhöhle zusammen, aus derem vorderen Abschnitt der M. rectus externus wird, während der hintere Abschnitt an dieser Muskelbildung nicht partieipirt, wie an anderer Stelle näher dargestellt werden wird. Der Abducens tritt an den M. rectus externus von hinten heran, er spaltet sich sogar gleich von vorn herein in zwei Äste, deren einer an der Innenseite des Muskels entlang läuft und von dort zwischen die Muskelbündel sich vertheilt, während der andere Ast an der Außenseite eindringt.

Man sieht den Abducens anfänglich nur in der Breite eines Kerns an die dritte Kopfhöhle herantreten, ehe in den Wandungen derselben die Umwandlung zu Muskelfasern vorgegangen ist. Erst später erlangt der Nerv einen größeren Umfang.

Fragt man nun, woher dieser größere Umfang stammt, so bleibt man natürlich darauf angewiesen, eine Zunahme der Plasmaausflüsse anzunehmen, welche aus dem Medullarrohr hervorkommen. Und da die erste Entstehung des Nerven eine vergleichsweise späte ist, eben so wie bei dem Oculomotorius, so kann man, zumal da die Ursprungsstelle so weit ausgedehnt ist, leichter dazu gelangen, die Zunahme der Elemente des Abducens zu beobachten.

Und da kann es nun nicht zweifelhaft sein, dass fortgesetzt, und bis zu ziemlich vorgeschrittener Embryonalperiode, Medullarzellen aus dem Vorderhorn austreten und in den Verband des embryonalen Nerven übergehen. Ich besitze eine beträchtliche Zahl von Embryonen aller Selachier, welche auf Sagittalschnitten dieses Auswandern der Medullarzellen demonstriren. Häufig sieht man solche Zellen als Plasmaausflüsse mit einem Theile des Kernes halb außerhalb, halb innerhalb des

Digitized by Google

Medullarrohres liegen; es gelingt, zumal bei Hämatoxylinfärbung, mitunter die eben ausgetretenen Kerne von den umliegenden Mesodermzellen zu unterscheiden, so dass man ihrer eine größere Anzahl in dem Netzwerk der Wurzeln neben einander liegen sieht.

Aber am auffälligsten ist es, dass dieses Auswandern am stärksten auf bereits vorgerückteren Embryonalstadien einzutreten scheint. Ich habe Embryonen von *Raja*, *Torpedo*, *Mustelus*, *Scyllium catulus* und *canicula*, welche nicht nur eine außerordentliche Zunahme der charakteristischen, an einander würfelförmig abgeplatteten Medullarzellen (Taf. 4 Fig. 10) an den Wurzeln des Abducens, sondern auch diese Wurzeln im Zusammenhang mit Zellenklümpchen zeigen, die aus den tiefer liegenden Bezirken der Vorderhörner durch den bereits sehr beträchtlich starken Belag mit weißer Substanz hindurch dringen und sich an die Wurzeln begeben (Taf. 4 Fig. 9) — so dass ein Bild entsteht, welches den Zellenbelag der Wurzeln und die Zellen im Inneren der weißen Substanz als continuirliche Masse aufweist. Und da diese Bilder für alle vier bis fünf Wurzelstränge dieselben sind, in den Zwischenräumen aber, eben so wie davor und dahinter, keine ähnlichen Phänomene sich zeigen, so ist man wohl um so mehr berechtigt, diese Bilder in der eben erörterten Weise zu deuten, als ein Embryo von *Raja* ein solches Medullarzellenklümpchen ausgetreten und ganglienartig dem einen Wurzelstrang angelagert (Taf. 4 Fig. 8 *a*) zeigt, während das davor liegende halb drinn, halb draußen, das noch weiter davor liegende aber noch ganz in der weißen Substanz, freilich dicht am Rande des Medullarrohres, beobachtet werden kann (Taf. 4 Fig. 8 *b*).

Dieses vergleichsweise spätе, aber massenweise erfolgende Austreten von Medullarzellen in den Abducens ist darum von hohem Interesse, weil es vielleicht eine Erklärung und Analogie für die Erscheinung bietet, auf welche zuerst Van Wijhe (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 76) aufmerksam gemacht hat, und welche ich in der 14. Studie erwähnt habe. Van Wijhe hatte im Stadium *O* »an den ventralen Wurzeln der Spinalnerven an der Stelle, wo dieselben die Dura mater durchbohren, zellige Verdickungen gefunden, welche Ganglien täuschend ähnlich sehen«. Ich habe nun bei den Embryonen, an denen ich das Auswandern der Medullarzellen in die Abducenswurzeln genau beobachten konnte, auch an den Wurzeln der eigentlichen Spinalnerven dieselben Klümpchen dunkel gefärbter Zellen wahrgenommen und zweifle nicht daran, dass sie den Van Wijhe'schen Verdickungen entsprechen und mit den in die

Digitized by Google

Wurzeln des Abducens auswandernden Medullarzellen dieselbe Natur und Provenienz haben, woraus dann das wichtige Resultat sich ergäbe, welches ich in der 14. Studie bereits aussprach, dass nämlich Medullarzellen in alle motorischen Nerven übertreten.

In den motorischen Spinalnerven sieht man gerade an der Stelle, die Van Wijhe richtig bezeichnet, die Wurzel umgeben von dunkelgefärbten kleinen Zellen, welche theils zwischen den Fasern — die man nun schon Achsencylinder nennen kann — zum größten Theile aber um sie herum geordnet sind und oft jenes ganglienförmige Aussehen haben, auf welches Van Wijhe hinweist (Taf. 5 Fig. 1—8 *m*). Auch noch eine Strecke weiter abwärts, zumal an der äußeren Seite der motorischen Nerven sieht man diese Zellen denselben an- resp. eingelagert.

Genau dasselbe Bild gewähren die Wurzelstränge des Abducens, und da man bei diesem Nerven mit annähernder Sicherheit nachweisen kann, dass diese Zellen aus dem Medullarrohre herausgleiten, so ist es wohl erlaubt, auch für die Spinalnerven einen ähnlichen Modus anzunehmen, zumal man fast in allen Wurzeln derselben, so weit sie ins Innere des Vorderhornes zu verfolgen sind, einzelne Kerne sieht, die aus dem Verband der großen Masse der Vorderhornzellen losgelöst, abwärts, oft sogar dicht am Rande des Medullarrohres innerhalb der Faserzüge sich finden, die in die motorischen Wurzeln hinein gehen (Taf. 5 Fig. 9—12 *m*).

Ich muss an dieser Stelle eines Argumentes gedenken, welches Sagemehl benutzte, um die Möglichkeit des Auswanderns von Medullarzellen in die motorischen Nerven in Abrede zu stellen. Er sagt (Unters. ü. d. Entw. d. Spinalnerven 1882 pag. 32): »Der Annahme, dass diese Zellen von dem Medullarrohre herstammen, widerspricht schon der Umstand, dass letzteres wahrscheinlich noch vor der Entstehung der motorischen Wurzel, jedenfalls aber zu einer Zeit, wo die motorische Wurzel noch ganz schwach ausgebildet ist und keine Zellen enthält, an den lateral-ventralen Theilen von einem Mantel weißer Substanz umgeben wird, der ein Herauswuchern von Zellen mit den Fasern nicht gestatten würde.« Ich habe schon in der 14. Studie pag. 447 auf das Irrige der Meinung hingewiesen, als wenn weiße Substanz bereits im Medullarrohr existire, ehe die motorischen Wurzeln auftreten: aber ich will auch auf das Bestimmteste der Meinung widersprechen, als wenn vorhandene weiße Substanz das Auswandern von Medullarzellen unmöglich mache. Die Erscheinungen, welche oben vom Oculomotorius und Abducens be-

Digitized by Google

schrieben sind, finden zu einer Zeit statt, wo ein beträchtlicher Belag von weißer Substanz vorhanden ist, durch welchen hindurch sich die Medullarzellen ihren Weg bahnen, und wenn man die Abbildungen (Taf. 1 Fig. 9 und 10, Taf. 4 Fig. 9) betrachtet, so wird man sehen, dass die Kerne der Medullarzellen sich comprimiren und in die Länge ziehen, um mit dem Plasma zugleich durch die ad hoc gemachten oder immer vorhandenen Lücken der weißen Substanz auszuwandern.

Es ist aber von einer gewissen Wichtigkeit, dies festzustellen, aus demselben Grunde, welcher mich bestimmt, den Ausdruck Achsencylinder nicht ohne Weiteres auf die Plasmaausflüsse der ersten Anfänge der motorischen Nerven anzuwenden. Diejenigen Zellen nämlich, welche zu späterer embryonaler Zeit aus den Vorderhörnern durch die weiße Substanz hindurch in die motorischen Nerven hinabsteigen, scheinen eben auch keine Spur von Achsencylinder zu besitzen, sondern sind einfache, aus Plasma und Kern bestehende Zellen, welche ihre definitive Bestimmung noch zu erwarten haben und die Fähigkeit des Wanderns in hohem Grade besitzen, da man derartige Medullarzellen wie beim Oculomotorius so auch beim Abducens längs des ganzen Nervenstammes beobachten kann, ja sogar dem Endausbreitungsbezirk desselben, dem M. rectus externus, anliegend findet (Taf. 4 Fig. 12 *x*).

4. Allgemeinere Erwägungen.

Die vorstehenden Angaben thatsächlicher Natur erlauben nun nicht nur, sondern fordern dazu auf, in verschiedener Richtung ihre theoretische Verwerthung vorzunehmen.

Die Erörterung derjenigen Probleme indessen, welche die Histogenese des ganzen peripherischen Nervensystems betreffen und wohl als die fundamentalsten anzusehen sind, will ich in dieser Studie nicht vornehmen, da ich sie, auf eine große Zahl neuer Beobachtungen gestützt, in der nächsten Studie ausführlich behandeln werde. Hier will ich das Auswandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven nur mit der Bildung gewisser Ganglien innerhalb der motorischen Nerven in Zusammenhang bringen. Unter den auswandernden Zellen wären also hiernach echte Ganglienzellen. Außer meinen eigenen und Schwalbe's Beobachtungen am Oculomotorius bestärken mich in dieser Auffassung die Befunde, welche Thomsen und Gaskell am Oculomotorius, Ersterer auch am Abducens ge-

Digitized by Google

macht haben, und die, wie es scheint, von anderer Seite nicht hinreichend gewürdigt worden sind.

Unter dem Titel: »Über eigenthümliche aus veränderten Ganglienzellen hervorgegangene Gebilde in den Stämmen der Hirnnerven des Menschen« beschreibt THOMSEN in VIRCHOW's Archiv 109. Bd. 1887 pag. 459 ff. gewisse Gebilde, welche sich als Umwandlungsproducte von Ganglienzellen herausstellten, die in den centralen, also proximalen Bezirken des Oculomotorius, Abducens und Facialis des Menschen in größerer Zahl und regelmäßig zu finden seien. Es ist sehr charakteristisch, dass THOMSEN »die besprochenen Herde, meist in rundlicher Form, in fast allen motorischen Hirnnerven gefunden hat, ganz besonders aber an einer bestimmten Stelle, nämlich da, wo der Nerv, gerade extracerebral werdend, noch aus den einzelnen Wurzelbündeln besteht, während die Herde vereinzelt sind oder ganz fehlen, wenn die Bündel sich bereits zu dem nur durch die gemeinsame Scheide zusammengefassten Stamme vereinigt haben. Vorzugsweise häufig sind sie im Oculomotorius und Facialis, seltener im Abducens und anscheinend fehlend im Trochlearis«. Und in einer Anmerkung setzt der Verfasser noch hinzu: »einmal fand ich einen gleichen Herd übrigens auch in einer hinteren Lumbalwurzel«. Anfangs hielt THOMSEN diese Herde für pathologische Producte, nachdem es sich aber herausgestellt hatte, dass sie bei ganz normalen Individuen ebenfalls vorhanden waren, wurden die Untersuchungen weiter ausgedehnt, und der doppelte Nachweis geführt, dass 1) sehr viele Ganglienzellen in den erwähnten Nerven vorhanden seien und 2) dass dieselben in den meisten Fällen zu jenen »Herden« sich umbildeten, welche wohl mit Recht als Zerfallproducte angesehen werden können. Aus der nicht langen, aber sehr wichtigen Abhandlung THOMSEN's will ich den Schluss hierher setzen, da er uns in der Erkenntnis der hier behandelten Probleme wesentlich weiterhelfen wird (l. c. pag. 463 ff.).

»Wenn somit nicht zweifelhaft sein kann, dass die erwähnten Herde aus veränderten Ganglienzellen hervorgehen, so ist die weitere Frage: wann und wie hat der Process stattgefunden? Über die Natur der Veränderungen haben mir Färbungen und chemisches Verhalten keinen Aufschluss geben können. Gegen eine postmortale Entstehung spricht die regelmäßige Form der Herde und das Nebeneinander von Herden und normalen Zellen — wohl sicher bestanden die Herde bereits intra vitam. Die Entstehung der kleineren Plaques aus der Zelle ist direkt verständlich, was die größeren

Digitized by Google

anlangt, so ist schwierig, anzunehmen, dass dieselben durch unregelmäßige Quellung nur einer Zelle entstanden sein sollten — dazu sind sie zu groß und das Vorkommen von Nervenfasern innerhalb der Herde, sowie die kranz- bezw. septumartige Gestalt derselben wäre kaum zu erklären. Gegen eine Confluenz mehrerer kleiner Herde durch Zugrundegehen der dazwischen liegenden Nervenröhren spricht das völlige Fehlen atrophischer Fasern.

»Dagegen scheint es mit Rücksicht auf den Befund mehrerer nahe zusammen liegender Ganglienzellen ohne Kapsel zwischen den Nervenbündeln nicht unwahrscheinlich, dass die größeren Herde früheren Ganglienzellenhaufen entsprechen, bezw. aus ihnen hervorgehen. Das Vorhandensein reichlicher normaler Ganglienzellen im Oculomotorius eines Neugeborenen einerseits und von ausgebildeten Herden ohne Zellen im gleichen Nerven eines Vierjährigen andererseits legt die Vermuthung nahe, dass die Umwandlung der Zellen — wenigstens größtentheils — in eine sehr frühe Lebensperiode fällt, woraus sich erklären würde, dass beim Erwachsenen ausgebildete Herde so häufig, normale Ganglienzellen dagegen nur selten gefunden werden; — in der embryonalen Entwicklung des Nerven dürfte dann vielleicht der Grund zu suchen sein, warum die Herde um so seltener werden bezw. ganz verschwinden, je weiter peripherisch der Nerv untersucht wird. Handelt es sich bei unseren Plaques thatsächlich — was erst ausgedehntere Untersuchungen feststellen können — um in den Nerven eingesprengte Ganglienzellen, die in allerfrühester Lebensperiode einem Absterbeprocess anheimfallen, so kann die eigenthümliche Form der Herde, ihre Lage als Caput mortuum im gesunden Nervengewebe, der amorphe Charakter ihrer Substanz eben so wenig auffallen, wie ihr häufiges und regelmäßiges Vorkommen gerade in demjenigen Theile des extracerebralen Nervenstammes, der am meisten central gelegen ist.«

In der embryonalen Entwicklung habe ich nun zwar keinen Grund gefunden, wesshalb die Herde entarteter Ganglienzellen peripheriewärts verschwinden, wohl aber habe ich nachgewiesen, dass die Ganglienzellen schon in sehr frühen und frühesten Stadien in die motorischen Nerven eintreten. Thomsen seinerseits hat aber den Beweis geliefert, dass echte Ganglienzellen, außer am Oculomotorius, in dessen Faserverlauf, wie gesagt, sie schon durch Rosenthal und Schwalbe nachgewiesen waren, sich auch im Abducens beim Erwachsenen finden, und hat dadurch der Forschung einen um so größeren Dienst erwiesen, als nun wohl durch den doppelten, ana-

Digitized by Google

tomischen wie embryologischen, Nachweis der Ganglienzellen in rein motorischen Nerven, welche noch dazu nicht in Anlagerung an Spinalganglien treten, die bisher fast allgemein geltende Lehre fallen wird, motorische Nerven besäßen keine Ganglienzellen.

Ehe wir uns aber daran geben, die Ursache des Zugrundegehens dieser Ganglienzellen in motorischen Nerven aufzusuchen, haben wir vor Allem einen Grund für ihr Dasein resp. für ihre Bedeutung und Function anzugeben, wobei denn freilich die Thatsache ihres theilweisen und frühen Zugrundegehens sehr ins Gewicht fallen wird.

Zunächst wird es sich um die Feststellung der Natur derjenigen Ganglienzellen handeln, die im Oculomotorius nachgewiesen worden sind. SCHWALBE und andere Autoren, welche sich mit dem G. oculomotorii befasst haben, scheinen keinen Zweifel gefühlt zu haben, dass es sich um *sensible* Ganglienzellen dabei handle. Der Begriff motorischer peripherer Ganglien scheint so gänzlich widersinnig gewesen zu sein, dass eben nur daran gedacht ward, die Herkunft selbst der in den Faserverlauf vereinzelt eingesprengten Ganglienzellen des Oculomotorius nur durch Abspaltung und Einwanderung aus Elementen der Trigeminusganglien zu erklären: auch BEARD, welcher zuerst eine scharfe Unterscheidung der unter dem Namen Ganglion ciliare so lange vermischten Ganglienbildungen durchgeführt hat, gelangt nicht weiter, als dass er dem Ganglion des Oculomotorius den Charakter eines wahrscheinlich *sympathischen* Ganglions zuspricht, wenn schon er ganz richtig seine Reserven gegenüber HOFFMANN macht, welcher das G. oculomotorii durch Abspaltung aus dem G. ciliare Ant. (mesocephalicum BEARD) hervorgehen lässt. Dass aber mit dem Wort *sympathisches Ganglion* nichts gewonnen ist, so lange nicht Bedeutung und Entwicklungsmodus der Ganglien des Oculomotorius auf die der sympathischen Ganglien des Grenzstranges zurückgeführt sind — wobei dieselben denn freilich als *nicht* sympathisch klar erkennbar würden — liegt auf der Hand. Aber es lag eben auch BEARD als Stein des Anstoßes im Wege, dass Ganglienzellen in rein motorischen Nerven kein Heimatsrecht haben, oder, wie es HIS einmal ausdrückt, »dass der Oculomotorius als ein rein motorischer Nerv kein Anrecht auf ein Ganglion besäße«. Nur VAN WIJHE hat die Existenz von Ganglien und Ganglienzellen in den motorischen Nerven für möglich gehalten, aber leider hat er ihr Vorkommen und ihre Herkunft aus der Medulla nicht bündig nachzuweisen vermocht, und so ist bis heute die Frage nicht gelöst worden.

Digitized by Google

Fragt man sich nun aber, ob es auf Grund der bisherigen, wenn auch sehr unklaren und unbestimmten Vorstellungen über die Bedeutung der Ganglienzellen peripherische motorische Ganglien geben könne, so muss man dabei sofort in die Erwägung eintreten, auf welche Weise derartige Ganglien zur Thätigkeit gebracht, ihre motorischen Kräfte ausgelöst werden können. Wenn nicht Alles trügt, so nähern wir uns immer mehr der Vorstellung, dass dazu directe oder indirecte Anregung aus der sensiblen Sphäre gehört, und dass die materielle Grundlage zur Übermittlung dieser Anregung in Nervenbahnen gegeben sein muss, welche die einzelnen motorischen Ganglienzellen in so oder so gestalteten Contact mit den Ausläufern sensibler Fasern versetzen, sei es direct durch Wurzelfasern der sensiblen Ganglien, sei es durch Vermittlung medullarer Leitungsbahnen indirect. Wie aber sollte man sich die Anregung auf motorische Ganglienzellen übertragen denken, welche am Ende eines motorischen Nerven liegen, wie es die Ganglienzellen des Oculomotorius thun? Ist es denkbar oder wahrscheinlich, dass Wurzelfasern von sensiblen Hirnnerven durch die ganze Masse des Hirns hindurch in die Bahn des Oculomotorius eintreten, um sich auch durch dessen Fasermasse hindurch bis an den M. obliquus inferior zu begeben und da die Ganglienzellen zu umspinnen? Es wäre gewiss einfacher, die betreffenden Ganglienzellen blieben im Mittelhirn liegen und erführen dort ihre Anregung, wie alle anderen. Oder soll man daran denken, dass sie direct von Wurzelfasern peripherischer sensibler Ganglien in Erregung gebracht würden, welche Wurzelfasern dann nicht in das Hirn eingingen, sondern direct aus dem sensiblen an das motorische Ganglion gingen? An und für sich wäre ja ein solcher Vorgang keineswegs widersinnig, aber bisher haben wir von solchen Einrichtungen keine Kenntnis. Blicken wir aber auf die Verbreitung der in den motorischen Augenmuskelnerven enthaltenen Ganglienzellen, so muss uns an einer solchen Auffassung besonders irre machen der Umstand, dass sie — wenigstens nach THOMSEN's Erfahrungen, denen sich, wie gleich weiter angeführt werden soll, auch GASKELL angeschlossen hat — sich besonders innerhalb der Wurzelfäden zahlreich finden und die Ausbreitung selbständiger sensibler Wurzelfasern an diese Localitäten wenig wahrscheinlich wäre.

Fragt man nun nach der Structur der Oculomotorius-Ganglienzellen, so antwortet SCHWALBE, dass sie in Gestalt und Conformation der Kapsel- und Scheidenbildung vollkommen den Ganglienzellen gleichen, welche den Spinalganglien angehören: sie haben die T-

Digitized by Google

Faserbildung RANVIER's, woraus zu schließen sei, dass sie ursprünglich bipolar seien, also eine centrifugale und eine centripetale Faser entsenden.

Entgegen den Angaben SCHWALBE's fand RETZIUS (Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. in: Archiv Anat. Phys. Anat. Abth. 1880 pag. 392 ff.), dass die Ganglienzellen des G. ciliare in ihrem Bau mehr den sympathischen Ganglienzellen sich anschlössen, wenn schon auch Zellen, zumal beim Huhn, sich finden, welche wiederum mehr den Bau der cerebrospinalen aufweisen.

Schließlich hat JEGOROFF in seiner umfassenden Monographie des G. ophthalmicum (Recherches anatomo-physiologiques sur le ganglion ophthalmique. in: Arch. Slaves Biol. Tome 2 und 3) sich der gesammten Frage nach der Natur dieses Ganglions bemächtigt und giebt ausführliche, wenn auch nicht abschließende Antwort auf eine Menge aufzuwerfender Fragen. Ich halte es für nöthig, die Angaben, welche JEGOROFF über die Structur der Zellen des Ganglions macht, zumal bei dem Widerspruch derjenigen SCHWALBE's und RETZIUS', in extenso hier mitzutheilen. Es heißt l. c. Tome 3 pag. 100 ff: » — le ganglion ophthalmique contient deux sortes de cellules nerveuses; certaines d'entre elles, les plus grosses, se trouvent munies de capsules épaisses, formées de tissu conjonctif, présentant une quantité considérable de noyaux et recouvertes d'un réseau serré de fibres nerveuses à double contour. D'autres cellules sont bien plus petites, au contraire; leurs capsules sont beaucoup plus minces et la quantité des fibres nerveuses qui les entourent est si insignifiante en comparaison de celle qu'on trouve sur les capsules de la première catégorie, qu'elles semblent presque nues comparativement. Les cellules qui font partie de cette dernière espèce, se présentent ordinairement sous forme d'agglomérations et adhérent intimement les unes aux autres. Il est toujours facile de distinguer dans les grandes cellules de même que dans les petites, le protoplasma granuleux ainsi que le noyau et le nucléole. Certaines cellules présentent des dimensions particulièrement considérables; on y trouve plusieurs noyaux ainsi que plusieurs nucléoles; mais elles sont comparativement rares. Dans les préparations bien faites on peut voir les prolongements de chaque cellule qui sont au nombre de un à trois. Il ne m'est jamais arrivé d'en voir sept ainsi que l'affirme RETZIUS. La capsule présente un épaississement considérable à l'endroit où naît le prolongement, et les noyaux qu'elle renferme s'entassent tellement les uns sur les autres qu'il est très difficile

Digitized by Google

d'examiner plus en détail les rapports du prolongement et du contour de la cellule. Si nous examinons l'une des cellules qui se sont échappées de leur capsule avec les restes de prolongements plus ou moins longs, nous voyons que ces derniers représentent la continuation immédiate du protoplasme cellulaire qui renferme parfois des filets extrêmement fins, parallèles à l'axe longitudinal du prolongement. Une enveloppe de myéline vient revêtir les prolongements dans le cours de leur trajet: de plus, ils présentent toutes les propriétés décrites par RETZIUS (divisions de toute espèce). Les prolongements quittent la cellule séparément dans la majorité des cas; cependant il n'est pas rare d'en voir deux ou trois naître d'un petit tronc commun, qui sort de la cellule, pour se diviser aussitôt: quant aux rameaux qui résultent de cette division ils se dirigent aussitôt de différents côtés. Si l'on fait des coupes microscopiques parallèles à la direction des rameaux nerveux qui entrent dans le ganglion ophthalmique ou en sortent, on voit que les fibres qui les constituent viennent se disperser entre les cellules nerveuses à mesure qu'elles pénètrent dans le ganglion; ces fibres se relient directement à celles qui enveloppent la capsule de la cellule nerveuse; elles présentent la particularité caractéristique d'une division dichotomique qu'on observe tantôt sur la capsule même et tantôt à une petite distance de celle-ci.«

Nach dieser Beschreibung der Structur der Ganglienzellen versucht JEGOROFF die Herkunft des G. ophthalmicum aus den Beziehungen zu eruiren, in die es mit den verschiedenen Nerven tritt, welche Fasern in es hinein senden, resp. von ihm empfangen, und findet, dass die Beziehungen zum Oculomotorius constant sind, wenn auch bei verschiedenen Thieren in verschiedener Weise ausgebildet. Nicht ganz so constant sind die Beziehungen zum Trigeminus, aber auch da glaubt JEGOROFF einen bestimmten Antheil an der Bildung des Ganglion dem Trigeminus vindiciren zu müssen. Ablehnend verhält sich JEGOROFF aber gegen die Annahme, dass das G. ophthalmicum, was für Verbindungen auch gelegentlich constatirt werden können, zu dem System des Sympathicus gerechnet werden könnte.

So gelangt JEGOROFF zu der kritischen Frage, welchen Nerven die Ganglienzellen denn nun eigentlich angehören, oder wie er sie stellt: »jusqu'à quel point la partécipation du nerf trijumeau est-elle indispensable à la formation des ganglions secondaires? Peut-on nier cette partécipation en se basant uniquement sur des cas où il a été impossible d'indiquer l'existence d'une branche à part, indé-

Digitized by Google

pendante, provenant du nerf trijumeau et qui se dirigerait directement vers l'agglomération ganglionnaire, ce qu'on remarque, ainsi que nous l'avons dit déjà, dans la majorité des cas, lorsque les ganglions secondaires se disposent dans le tronc du nerf moteur-oculaire? Nous devons nous demander enfin jusqu'à quel point la rencontre des fibres des deux nerfs différents est vraiment nécessaire pour provoquer l'apparition d'éléments ganglionnaires, et, s'il n'y a pas encore d'autres conditions qui influent sur ce phénomène?« (l. c. pag. 108).

Gewiss ist die Vorstellung befremdend, die in dieser Fragestellung liegt; als ob Ganglienzellen durch das Zusammentreffen der Fasern zweier verschiedener Nerven hervorgerufen würden! Indessen will ich mich damit nicht weiter beschäftigen, sondern die Antwort hersetzen, die JEGOROFF selbst giebt. Er sagt: »la paire nerveuse de ce ganglion est représentée d'un côté par le nerf moteur-oculaire, qu'on pourrait considérer comme sa racine motrice, et d'un autre par la première branche du trijumeau, qui constituerait sa racine sensitive« (l. c. pag. 118) — also dieselbe Antwort, die schon von den meisten früheren Forschern gegeben worden ist. Um aber diese Hypothese sicher zu machen, hat JEGOROFF physiologische Experimente angestellt, die wesentlich darauf hinauslaufen, dass durch Durchschneidung des Oculomotorius centralwärts vom G. ophthalmicum und durch Reizung des centralen Stumpfes dieses Nerven keine Reaction erhöhter Sensibilität erreicht wird, während andererseits mechanische und elektrische Reizung der Cornea und Sclerotica nach wie vor die ungestörte Sensibilität darthun, deren Wege also außerhalb des durchschnittenen Oculomotorius gelegen sein müssen, und wirklich zu liegen scheinen, da die Durchschneidung des Trigeminus centralwärts vom G. Gasseri die Sensibilität unterbricht. In der That spricht sich JEGOROFF dahin aus (l. c. pag. 121): »Cette série d'expériences nous démontre que toutes les fibres sensitives qui se trouvent dans le tronc du nerf moteur-oculaire se trouvent empruntées à la première branche du nerf trijumeau, car sa section au dessus de l'endroit où les fibres du rameau ophthalmique viennent se joindre à celles du tronc du nerf moteur-oculaire, entraîne la perte complète de la sensibilité de ce dernier. De cette façon le nerf moteur-oculaire n'est sensitif qu'autant qu'il reçoit des fibres de la première branche du nerf trijumeau. Il ne peut donc guère être question d'un faisceau quelconque de fibres sensitives, naissant du cerveau, d'après la supposition de SCHWALBE, et appartenant exclusivement au nerf moteur-oculaire.

Digitized by Google

»Nous devons donc conclûre, en nous basant sur tout ce qui vient d'être exposé plus haut, que le ganglion ophthalmique est l'homologue, en tout point, des ganglions spino-cérébraux. De plus, sa paire nerveuse sera représentée par le nerf moteur-oculaire qui constituera sa racine motrice ou antérieure et le premier rameau ou rameau ophthalmique du trijumeau qui sera analogue à la branche sensitive ou racine postérieure des nerfs spino-cérébraux.«

Der Schluss, den Jegoroff zieht, beantwortet nur implicite die Frage, welche er weiter oben gestellt hat: »jusqu'à quel point la partécipation du nerf trijumeau est-elle indispensable à la formation des ganglions secondaires?« Offenbar nimmt auch Jegoroff an, dass die Ganglienzellen dem Trigeminus angehören, und dass sie nur da sind, weil der Trigeminus mit dem Oculomotorius zusammentrifft. Diese Auffassung ist eben die allgemein verbreitete, und wenn ich so ausführlich geschildert habe, wie Jegoroff sich zu dieser Frage stellt, so habe ich es gethan, weil dieser Forscher die umfassendsten und eingehendsten Untersuchungen darüber angestellt hat, wie das G. ophthalmicum beschaffen sei.

In einer fleißigen Arbeit »Contributo allo studio del significato morfologico e della struttura del ganglio ciliare« (Giornale d. Associazione dei Naturalisti e Medici di Napoli 1890) pag. 209—264 macht A. Antonelli ausführliche Angaben über die Structur des G. ophthalmicum, das er für ausschließlich dem Oculomotorius zugehörig erklärt und homolog einem Spinalganglion setzt.

Anders als Schwalbe und auch anders als Jegoroff spricht sich ein vierter Forscher aus, der kürzlich die Verhältnisse des Oculomotorius und des G. ophthalmicum untersucht hat, Gaskell. In seinem Aufsatz »On the relation between the structure, function, distribution and origin of the Cranial Nerves, together with a theory of the origin of the nervous system of Vertebrata« (Journ. Phys. Cambridge Vol. 10 1889 pag. 153—211) werden neben anderen Problemen auch diejenigen der metamerischen Anordnung der Hirnnerven discutirt und dabei eine Auffassung des morphologischen Werthes der Nn. oculomotorius, trochlearis und abducens entwickelt, welche von allen bisherigen abweicht und darum auch an dieser Stelle besprochen werden soll, da sie mit dem Vorhandensein der Ganglienzellen im Oculomotorius und Trochlearis in Zusammenhang gebracht wird.

Gaskell beschreibt zunächst (l. c. pag. 163 ff.) den Faserverlauf im Oculomotorius der Säugethiere. Er lässt den Nerven aus einer großen Zahl von Wurzelbündeln zum Stamme zusammentreten:

Digitized by Google

die Fasern gehören zu den breiten und den schmalen markhaltigen, von 14,4 bis 18 μ die ersteren, von 3 bis 5 μ die letzteren; hieraus folgert GASKELL die große Ähnlichkeit des ganzen Nerven mit den motorischen Spinalnerven. Die breiten Fasern innerviren die Augenmuskeln, während die feinen, welche anfänglich den breiten untermischt sind, sich allmählich an einer Seite sammeln, eine besondere Gruppe bilden und zu dem G. oculomotorii werden, dessen Radix brevis sie darstellen. GASKELL sagt: »here they enter into a large number of ganglion cells resembling those of a spinal ganglion and issue forth to form the short ciliary nerves i. e. the motor nerves of the sphincter and ciliary muscles.«

Zu diesen feinen Fasern, welche zum Ganglion treten, und aus ihm heraus gehen, lässt GASKELL noch ein bis zwei feine Nerven gelangen, welche anscheinend vom Naso-ciliaris und vom Sympathicus abstammen. Diese feinen Nerven setzen sich aus breiten und schmalen markhaltigen und aus marklosen Fasern zusammen; die breiten Fasern gehen in die Muskeläste des Oculomotorius über, ohne das Ganglion zu berühren, während die übrigen in das Ganglion eintreten und eine kleine Gruppe von Zellen bilden, welche in Form und Erscheinung mehr sympathischen als spinalen Ganglienzellen gleichen.

Hiernach ergiebt sich, dass dies Oculomotorganglion keinerlei breite sensible Fasern aus dem Bereich des Trigeminus empfängt, dass es also nach GASKELL's Meinung »in fact as typical a motor vagrant ganglion is, as any in connection with the spinal nerves.«

Fragt man nun, was ein »motor vagrant ganglion« ist, so kann man aus den Auseinandersetzungen auf pag. 165 entnehmen, dass GASKELL vagrant ganglion für sympathisches Ganglion setzt, und so sagt er (pag. 164): »we see then, that SCHWALBE is right in looking upon this ganglion as essentially belonging to the 3rd nerve, and that VAN WIJHE would have been right in considering it as wholly sympathetic, if he had only known the true meaning of a sympathetic ganglion.« Was nun aber ist nach GASKELL »the true meaning of a sympathetic ganglion«? Wir finden darüber auf pag. 162 die folgenden Andeutungen:

»— a spinal nerve must be defined as formed by 1) a posterior root composed of afferent fibres, both somatic and splanchnic, the ganglion of which group is stationary in position and is always situated near the entrance of the fibres into the central nervous system; 2) an anterior root composed of a) efferent non-ganglionated splanchnic and somatic fibres, and b) efferent ganglionated splanchnic

Digitized by Google

fibres characterised by the fineness of their calibre, the ganglion of which is vagrant and has travelled to a variable distance from the central nervous system.«

Hieraus geht hervor, dass GASKELL im Gegensatz zu allen bisherigen Forschungen die sympathischen Ganglien als aus den vorderen Wurzeln hervorgegangen ansieht. Nach BALFOUR's Untersuchungen, die später von ONODI u. A. weiter ausgeführt wurden, entsteht das sympathische Ganglion als eine Abtrennung des spinalen, würde also essentiell sensible Ganglienzellen enthalten. Auch mir ist es bisher Axiom gewesen, die sympathischen Ganglien als Theilproduct der Spinalganglien anzusehen, und als ich in der 14. Studie meine Forschungen über den Ursprung der motorischen Nerven begann, leitete ich sie damit ein, dass ich die Angaben JULIN's, welcher in den motorischen Nerven des *Petromyzon* sympathische Ganglien gefunden haben wollte, in Zweifel zog, weil bei den Cyclostomen motorische und sensible Nerven nicht zu einem gemeinsamen Stamme werden, sondern getrennt verlaufen, somit keine Ganglienzellen aus den Spinalganglien in die motorischen Nerven übergehen können. Ich verband damit die bekannten Angaben VAN WIJHE's, der an allen motorischen Wurzeln vorübergehend Ganglienbildung beobachtet haben wollte; mir schien das mit den herkömmlichen Auffassungen über die Composition der motorischen Nerven unvereinbar und so ward ich dazu gebracht, durch neue Untersuchungen schließlich doch die Thatsache des Austretens medullarer Zellen in die sich bildenden motorischen Wurzeln festzustellen, konnte aber damals noch nicht angeben, was aus diesen Zellen im motorischen Nerven würde.

In der vorliegenden Studie ist nun der Nachweis geliefert, dass auswandernde Medullarzellen in den motorischen Nerven in der That zu Ganglienzellen sich umgestalten, es wäre also dadurch der Auffassung GASKELL's möglicherweise ein thatsächlicher Untergrund gegeben. Indessen fehlt doch viel daran, dass ein Zwang bestände, diese Ganglienzellen der Vorderhörner für sympathisch zu erklären. Die Schwierigkeit der ganzen Frage liegt aber offenbar in dem Ausdruck »sympathisch«. Was sind denn sympathische Ganglien? Einstweilen nennen wir alle Ganglien sympathische, welche weder Spinal- noch Hirnganglien sind und durch den Grenzstrang mit einander verbunden werden. Wir nennen ferner alle Ganglienzellen der visceralen Sphäre sympathisch, und wir haben uns bisher damit beruhigt, die Herkunft aller dieser Ganglien durch Abspaltung und Wanderung aus den Spinal- resp. Hirnganglien geschehen zu lassen.

Digitized by Google

Wenn an eine andere Abstammung noch gedacht ward, so wurde autochthone Bildung aus dem Entoderm angenommen. Besäßen wir irgend ein aus der Structur hergenommenes, strenges Unterscheidungszeichen zwischen sympathischen und Spinalganglienzellen, so ließe sich ja wohl die Frage leichter lösen, ob die Ganglienzellen, die aus den Vorderhörnern herstammen, sympathisch oder spinal seien — aber wir haben nichts derart, und wo wir etwas zu besitzen glaubten, hat sich dieser Besitz als illusorisch erwiesen. Denn ob die Unipolarität, Bipolarität oder Multipolarität irgend einen qualitativ durchgreifenden Unterschied zwischen den verschiedenen Ganglienzellen desselben Thieres oder verschiedener Thiergruppen abgiebt, ist wohl noch zweifelhaft. Eben so wenig stichhaltig sind die Unterscheidungen zwischen marklosen und markhaltigen Fasern, breiten und schmalen etc. etc. Was uns allein helfen und fördern könnte, wäre eine Eintheilung der Ganglienzellen nach dem Ursprungsort und der Ursprungsart — aber dass wir auch damit noch in den Anfangsschwierigkeiten stecken, beweist diese Studie, welche das Auswandern von Ganglienzellen aus den Vorderhörnern, also einen neuen Ursprungsort peripherischer Ganglien, nachweist.

Gaskell aber geht noch weiter in seinen Deductionen bezüglich der im Oculomotorius und auch im Abducens aufgefundenen Ganglienzellen. Wie er die an der Peripherie gelegenen Ganglien des Oculomotorius für wandernde motorische, also nach seiner Definition sympathische Ganglien erklärt, so glaubt er die Ganglienzellen, die er an den Wurzelsträngen des Oculomotorius und im Verlaufe des Abducens gefunden hat, seltsamerweise als Spinalganglienzellen deuten zu können (l. c. pag. 167). Die Gründe, die er dafür giebt, erscheinen um so weniger ausreichend und für die ganze Theorie der »efferent vagrant motor ganglia« verhängnisvoll, als es längst ein sehr sicheres Kriterium giebt, welches die Charaktere der Spinalganglien bestimmt: nämlich ihre Herkunft aus der Ganglienleiste.

Da ich nun den stricten Nachweis führen konnte, dass sämmtliche Ganglienzellen, peripherische wie centrale, des Oculomotorius aus dem Vorderhorn auswandern, so ist es ganz unmöglich, auch nur einen Theil derselben mit den Spinalganglien parallelisiren zu wollen, mithin auch unmöglich, den Oculomotorius als vollständigen segmentalen Nerven des ersten Segmentes zu proclamiren. Der Oculomotorius ist und bleibt der vorderste motorische Nerv des gegenwärtigen Wirbelthierkörpers und repräsentirt, wie ich schon in der 15. Studie ausgesprochen habe, wahrscheinlich eine größere Zahl

Digitized by Google

früher unabhängiger Nerven, welche durch die Umwandlungen des Vorderkopfes zu dieser Concentration in einen Stamm gelangt sind.

Der Trochlearis seinerseits hat, wie ich oben nachgewiesen habe, wirkliche, wenn auch vielleicht nur vorübergehende Beziehungen zu Ganglienzellen der Ganglienleiste, die also nicht mit den Ganglienzellen des Oculomotorius verwechselt oder parallelisirt werden dürfen. Ob außer dieser Quelle noch andere Quellen für den Eintritt von Ganglienzellen in seinen Verlauf bestehen, muss dahingestellt bleiben.

Über seinen morphologischen Werth habe ich in der 15. Studie (pag. 345 ff.) mich zweifelhaft geäußert. Sein Verlauf im Inneren des Medullarrohres, sein Austritt an der dorsalsten Stelle und seine Beziehungen zu dem oben erwähnten embryonalen Ganglion ließen mich zweifeln, ob er wirklich ein reiner Vorderhornnerv sei, oder nicht vielmehr Seitenhornfasern empfinge. Ich ließ die Entscheidung davon abhängen, ob es gelänge die Entwicklung des M. obliquus superior mit Sicherheit auf diejenigen Abschnitte des Kopfmesoderms zurückzuführen, welche zweifellos als Myotome zu betrachten seien. Ich habe seitdem Gelegenheit gehabt, die Entwicklung der Vorderkopfmyotome näher zu untersuchen, und habe die Überzeugung gewonnen, dass in der That die Muskelmasse des M. obliquus superior ausschließlich aus Myotomen hervorgeht, und zwar vielleicht aus zweien. An anderer Stelle werde ich diese Angabe ausführlicher begründen.

Dadurch fällt meine Vermuthung, im Trochlearis einen Seitenhornnerven erblicken zu dürfen: er ist ein Vorderhornnerv, der zwischen Abducens und Oculomotorius sich einschaltet. Welche Motive zu so abweichenden Verlaufsverhältnissen im Medullarrohre geführt haben, bleibt freilich dadurch nur um so räthselhafter.

Der Abducens schließlich steht auf demselben Niveau, wie der Oculomotorius. Auch in ihm sind Ganglienzellen aufgefunden worden, und ich habe ihren Austritt aus dem Vorderhorn und ihre Wanderung den Nerven entlang verfolgen können. Die exclusiv motorische Natur des Abducens kann füglich nicht in Zweifel gezogen werden, und da die Einwanderung der Medullarzellen in ihn fast genau dieselben Bilder an seinen Wurzelsträngen ergiebt, wie sie sich zu gewisser Zeit an den sämmtlichen motorischen Spinalnerven erkennen lassen, so haben wir es hier offenbar mit einem Phänomen allgemeiner Natur zu thun, dessen Bedeutung erst nach einer umfassenderen Ermittlung des Thatsächlichen möglich sein wird, zu der nachfolgend noch einige Beiträge geliefert werden sollen.

Digitized by Google

5. Das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Spinalnerven.

Es ist natürlich, dass ich nach der Feststellung des Einwanderns von Medullarzellen in den Oculomotorius und Abducens, die beiden vordersten rein motorischen Nerven des Körpers, von Neuem die Untersuchung der motorischen Spinalnerven aufnahm, um zu versuchen, ob ich nicht, gestützt auf diese Erfahrungen, in der Ermittlung der schon in der 14. Studie behaupteten Einwanderung von Medullarzellen in dieselben einen Schritt weiter käme.

Dabei war nun von der größten Bedeutung, dass die Einwanderung der Medullarzellen in die beiden Augenmuskelnerven nachweislich am stärksten in Perioden vor sich geht, wo diese Nerven bereits in allem Wesentlichen ihre definitive Lagerung erreicht haben und an ihre Endorgane gelangt sind. Zugleich mussten die Bilder, welche zumal an den Wurzelsträngen des Abducens gewonnen waren, nachdem eine größere Zahl von Medullarzellen auf einmal in sie übergetreten waren, also die auf Taf. 4 Fig. 9 u. 10 dargestellten Verhältnisse, zur Orientirung und Deutung ähnlicher Bilder dienen können, falls solche an den motorischen Nerven des Rückenmarks gefunden würden. Beim Abducens war es gelungen, die an den Wurzelsträngen reihenweise gelagerten, durch Abplattung fast cubisch erscheinenden Zellen als Medullarzellen zu erkennen: ließ sich nun ein ähnliches Bild bei den motorischen Spinalzellen nachweisen, so musste die Annahme, dass es sich dabei gleichfalls um Medullarzellen und nicht um angelagerte Mesodermzellen handelte, fast unabweislich erscheinen, und damit eine Instanz gewonnen werden, welche bisher fehlte, um diesen beiden Kategorien von Embryonalzellen einen Antheil an der definitiven Constitution der motorischen Spinalnerven einzuräumen.

In der That gewähren gewisse Stadien der Selachierembryonen an allen motorischen Spinalnerven Bilder, welche durchaus jenen eben citirten des Abducens gleichen. Es sind das die Bilder, welche schon VAN WIJHE (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. pag. 76) veranlassten, »von zelligen Verdickungen, welche einem Ganglion täuschend ähnlich sehen« zu sprechen. Früher war ich abgeneigt, diese Zellagglomeration an den Wurzeln der vorderen Spinalnerven als Ganglienbildung anzusehen, aber jetzt kann ich VAN WIJHE's obigem Ausspruch mich nicht nur anschließen, sondern muss ihn sogar noch erweitern.

Digitized by Google

Es fällt zunächst auf, dass die »zelligen Verdickungen« nicht wie die aus ihnen abwärts dringenden Nervenstämme mit Zellen ausgestattet sind, welche eine vorwiegend spindelförmige Gestalt haben und im Zusammenhange mit längeren Fasern oder Membranen stehen, sondern theils kuglig, theils abgeplattet cubisch erscheinen. Fortsätze bilden sie nicht, hängen auch nicht unter einander zusammen, sondern liegen frei neben einander und umgeben den eben aus dem Medullarrohr hervorgegangenen Nerven wie mit einem Mantel. Auf Querschnitten trifft man den austretenden motorischen Nerven immer schräg, da er nicht senkrecht auf die Längsachse gerichtet ist, sondern schräg nach unten und hinten verläuft. Verfolgt man aber Schnitt für Schnitt, so sieht man, wie erst dunkel gefärbte Zellen getroffen werden, die auf dem folgenden Schnitt bereits einen Anfang von Faserbildung zwischen sich erscheinen lassen (Taf. 5 Fig. 1—8). Diese Fasermasse nimmt auf den folgenden Schnitten zu, gleichzeitig zeigt sie sich aber oben und unten umgeben von durchschnittenen dunkel gefärbten Zellen. Trifft der Schnitt gerade die Mitte, so erkennt man den Zusammenhang der Fasermasse mit Fasern, die aus Zellen des Vorderhorns durch die zwischenliegende weiße Substanz des Rückenmarks in den motorischen Nerven sich begeben; man sieht die Fasermasse wiederum oben und unten von jenen dunkel gefärbten kugligen oder cubischen Zellen umgeben und dieses Ganze nochmals eingeschlossen von einer Membran, die aus den Mesodermzellen gebildet wird, welche auch, in gewissem Abstande, die Medulla umgeben, etwas unterhalb der »zelligen Verdickung« der motorischen Wurzel aber mit denjenigen Zellen in Zusammenhang treten, oder wenigstens nicht weiter von ihnen unterschieden werden können, die sich dem Nerven als Mesodermbelag anschließen. Der Gegensatz zwischen den Zellen, welche diese äußere Hülle um die zellige Wurzelverdickung bilden, und denjenigen, welche die Verdickung selbst ausmachen, tritt auch dadurch häufig grell hervor, dass die hüllbildenden Zellen immer in gewissem Abstande von einander liegen und mit ihrem Längsdurchmesser meist parallel dem Laufe der Nervenwurzel gerichtet sind, während die innerhalb der Hülle der Nervenwurzel eingefügten Zellen dicht an einander sich abplatten und dabei häufig mit ihrem Längsdurchmesser quer auf die Richtung der Nervenwurzel gelagert sind (Taf. 5 Fig. 2—4). Zelltheilungen finden sich innerhalb der Verdickungszellen sehr häufig.

Untersucht man nun die Partie des Medullarrohres näher, aus welcher die motorischen Nerven hervorgesprosst sind, so zeigen sich

Digitized by Google

fast regelmäßig inmitten des durchschnittenen Fasernetzes der weißen Substanz, die völlig ungefärbt geblieben ist, röthliche Plasmazüge, welche von den Vorderhörnern aus an die motorische Nervenwurzel herangehen, auch wohl in dieselbe hineindringen. Innerhalb dieser blassröthlichen Plasmazüge begegnet man fast regelmäßig einigen Kernen, welche durchaus mit den Kernen resp. Zellen der Vorderhörner übereinstimmen, auch denen der in den motorischen Nerven eingetretenen gleichen. Ihre Lage ist verschieden, eben so ihre Zahl: oft genug, besonders in noch späteren Stadien, ist der Austritt der motorischen Wurzeln durch 1—2 Dutzend solcher Zellen inmitten der weißen Substanz gekennzeichnet (Taf. 5 Fig. 9—12).

Es ist mir mehr als wahrscheinlich, dass diese Zellen Abkömmlinge der Vorderhornzellen sind und zu den motorischen Nerven sich genau so verhalten, wie die am Oculomotorius und Abducens beschriebenen, in diese Nerven auswandernden Medullarzellen.

Verfolgt man die »zellige Verdickung« an der Wurzel der motorischen Nerven über das Stadium *O* BALFOUR's hinaus in immer weiter entwickelte Stadien, so sieht man, dass die Verdickung sich in die Länge zieht, d. h. dass sie auf immer weiter abwärts gelegene Theile des motorischen Nervenstammes sich erstreckt. Offenbar geschieht dies in Folge von beträchtlicher Zunahme der die Verdickung bildenden Medullarzellen, einer Zunahme, welche sowohl aus Theilung der bereits in den Nerven sich befindenden Medullarzellen als auch, und vielleicht hauptsächlich, durch unausgesetzt stattfindende weitere Einwanderung von Vorderhornzellen in seine Wurzel bewirkt wird. Dadurch wird zunächst die Erscheinung der cubischen Abplattung dieser die Verdickung bildenden Zellen bedingt, weiterhin aber das Vordringen resp. Vorschieben der zuerst ausgewanderten Zellen, welche hauptsächlich an der äußeren Seite des Nerven weiter abwärts gleiten.

Der Stamm des motorischen Nerven kommt dann auf der Höhe der am meisten nach innen vorspringenden Partie der Muskellamelle des zugehörigen Myotoms zur Spaltung in den dorsalen und ventralen Ast: an dieser Stelle finden sich regelmäßig und in größerer Zahl solche dunkel gefärbten Zellen, welche ich für Medullarzellen halte: ich glaube sogar, dass sie von hier weiter auf die beiden Aste übergehen und in selbständiger Wanderung peripheriewärts vordringen.

Eine Verschmelzung dieser Zellen mit dem dicht dahinter folgenden Spinalganglion habe ich nie beobachtet: ob sie trotzdem

Digitized by Google

stattfindet, steht dahin: es sind das schwierige Verhältnisse, die wohl noch weitere und tiefer greifende histogenetische Untersuchungen verlangen, um sie zur Klarheit zu führen. Von Wichtigkeit ist diese Frage aber desshalb, weil es sich darum handelt, ob die in die motorischen Nerven auswandernden Medullarzellen sich am Aufbau der sympathischen Ganglien betheiligen.

Die Anlagerung des motorischen Nerven an den sensiblen erfolgt auf derjenigen Strecke des letzteren, die zwischen dem Ende des Spinalganglions und der Abzweigung des R. communicans liegt, näher diesem letzteren, als dem ersteren. Der Ramus communicans wird zur Zeit, wo die eben beschriebenen Verhältnisse bestehen, aus Ganglienzellen gebildet, mit geringer oder gar keiner Faserbildung; die Ganglienzellen liegen in langer Reihe, mehrere Lagen stark, horizontal gegen die Mittelebene des Körpers gerichtet neben einander und sitzen dem sensiblen Aste direct auf; der ventrale motorische Ast liegt demselben dicht an, aber es gelingt fast immer um diese Zeit der embryonalen Entwicklung die beiden Äste zu unterscheiden.

Es folgt hieraus, dass noch kein Abschnitt des bereits recht ansehnlichen sympathischen Ganglions mit motorischen, aus dem Vorderhorn stammenden Ganglienzellen vermischt ist, während doch schon längst die Ganglien des Oculomotorius gebildet sind; letztere dürfen also keinesfalls mit den bisher ausschließlich sympathische Ganglien genannten Bildungen in eine Kategorie geworfen werden.

Nachdem ich so weit gekommen, hielt ich es für angezeigt, zu versuchen, auch darüber mir klar zu werden, in welchen Proportionen Medullarzellen und Mesodermzellen sich an der ersten Anlage der motorischen Nerven betheiligen, und bediente mich diesmal der Horizontalschnitte durch *Mustelus*-Embryonen von 7—10 mm Länge, während ich die in der 14. Studie gemachten Angaben hauptsächlich an Querschnitten gewonnen hatte.

Die Resultate dieser Beobachtungen haben zur Folge gehabt, dass ich von Neuem zweifelhaft geworden bin. Meine Zweifel aber sind nicht dieselben gewesen, welche mich früher beschlichen, als ich die 14. Studie bearbeitete. Damals wehrte ich mich mit vorgefasster Meinung gegen die Vorstellung, dass Medullarzellen aus dem Vorderhorn in den Lauf der motorischen Nerven übergingen, und nur dem unwiderstehlichen Eindruck, den der thatsächliche Befund auf mich

Digitized by Google

machte, wichen die Zweifel, es blieb mir aber immerhin die Vorstellung, dass die Mehrzahl der Zellen, welche in den ersten Stadien der motorischen Nervenanlage zur Beobachtung kämen, dem Mesoderm angehörten und in die Nervenanlage eingewandert seien. Jetzt, zumal nach dem Eindruck, den die an Horizontalschnitten gewonnenen Bilder auf mich hervorrufen, bin ich überzeugt, dass die Mehrzahl, wenn nicht alle Elemente dieser Nervenanlage ausgewanderte Medullarzellen sind, welche vom ersten Augenblick an in die Nervenanlage eintreten, mit deren peripheriewärts gerichtetem Wachsthum sich fortbewegen und bis zu einem gewissen Stadium fortdauernden Zuwachs aus dem Vorderhorn erhalten. Ganz besonders überzeugend wirken die Bilder, welche an Horizontalschnitten von *Mustelus*-Embryonen gewonnen werden, und desshalb gebe ich auf Taf. 5 Fig. 17—18 *m* eine größere Anzahl von Abbildungen, welche wohl auch auf Andere denselben Eindruck hervorrufen werden, wie auf mich. Es ist meiner Meinung nach ganz unmöglich, den Bildern gegenüber, welche Horizontal- und Querschnitte von *Mustelus*-Embryonen von 7—10 mm Länge gewähren, den von Anfang an erfolgenden Austritt zahlreicher Medullarzellen in die motorischen Nerven zu leugnen, wenn es auch schwer sein mag, die einzelne Zelle im Verlaufe des Nerven als Medullar- oder Mesodermzelle zu diagnosticiren.

Ich benutze diese Darstellung noch dazu, ein anderes Factum von Neuem hervorzuheben, worauf ich schon in der 14. Studie mit Nachdruck hinwies: nämlich die außerordentlich frühzeitige Verbindung des motorischen Nerven mit seinem Endorgan, den Muskeln. Je früher man, auf Horizontalschnitten, dies Verhältnis beobachtet, um so sicherer gelingt es, sich davon zu überzeugen, dass dem auswachsenden motorischen Nerven eine conische Erhebung derjenigen muskelbildenden Zellen des entsprechenden Myotoms entgegenkommt, welche ihm zunächst gelegen sind — und das sind immer oder fast immer die mittleren. Ich bilde auf Taf. 5 Fig. 15 *a* auch dies Verhältnis ab, welches deutlich beweist, dass entweder ein actives Entgegenwachsen der betreffenden Muskelzellen statt hat, oder aber bereits eine Verbindung beider Elemente hergestellt ist, deren durch den Conservirungsprocess verursachte Zerrung zu einer Vorwölbung und Ausziehung der Muskelzellen geführt hat. In beiden Fällen könnte daran gedacht werden, dass bereits eine Verschmelzung von Nerv- und Muskelsubstanz stattgefunden habe.

Digitized by Google

Wir sind somit zu einer neuen Kategorie von peripherischen Ganglienzellen gelangt, von deren gesonderter Existenz und Herkunft bisher keine oder nur sehr unbestimmte Kunde vorhanden war.

Alles, was nicht Spinalganglienzelle war, ward bisher einfach als sympathische Zelle benannt und behandelt. Es war desshalb sehr wichtig, die Entwicklungsgeschichte der sympathischen Ganglien festzustellen, eine Aufgabe, welcher sich nach einigen vorbereitenden Andeutungen Balfour's hauptsächlich Onodi unterzog. Seine Resultate finden sich in einer größeren Anzahl von theils deutsch, theils ungarisch publicirten Abhandlungen niedergelegt.

Onodi gelangt zu demselben Resultate, welches schon durch Balfour ausgesprochen war: die sympathischen Ganglien sind ein Theilstück der Spinalganglien. Die Abtrennung derselben vom Spinalganglion möchte Onodi dem Heranwachsen und Eindringen des motorischen Nerven in dasselbe zuschreiben, welcher den unteren Abschnitt des Spinalganglions mit sich führe (Onodi, Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. in: Arch. Mikr. Anat. 26. Bd. 1886 pag. 565). Dagegen ist meinerseits zu sagen, dass von einer solchen frühzeitigen Verbindung zwischen motorischen Nerven und sympathischem Ganglion, bei Selachiern wenigstens, nichts gesehen wird: die das spätere sympathische Ganglion bildenden distalen Zellen des Spinalganglions schieben sich mit den auswachsenden peripherischen Fasern des letzteren nach abwärts, bis sie auf die Höhe des unteren Aorta-Umfanges gelangen; dort bleiben sie liegen, dem sie tragenden Nervenstamm angelagert, der seinerseits weiter in die Peripherie wächst. Sie vermehren sich daselbst stark, und erst spät tritt zwischen ihnen Faserbildung auf. Der motorische Nerv aber hat bis dahin keine Verbindung weder mit dem Spinalganglion noch mit dem abwärts wachsenden sensiblen Nerven und natürlich auch nicht mit dem sympathischen Ganglion. Er liegt diesen Gebilden hier und da an, vermischt sich aber in den früheren Embryonalstadien weder mit den Zellen noch den Fasern der sensiblen und sympathischen Ganglien.

Ich muss hierauf besonderen Nachdruck legen, weil Onodi sich geneigt zeigt, das hier und da in der Litteratur erwähnte Vorkommen von Ganglienzellen in den Wurzelstämmen der motorischen Spinalnerven darauf zurückzuführen, dass zufolge frühzeitiger Durchdringung des Spinalganglions seitens des auswachsenden motorischen Nerven eine Überleitung von Ganglienzellen des letzteren auf den motorischen

Digitized by Google

Stamm eingetreten sei; und da ONODI als der genaueste Kenner der Entwicklungsverhältnisse der sympathischen Ganglien gilt, so könnte leicht diese Auffassung sich allgemein verbreiten. Auf pag. 564 l. c. sagt ONODI: »Jene abnormen Entwicklungsfälle besitzen ein besonderes Interesse, indem sie die abnorme Verbindung der vorderen Wurzeln mit dem Ganglion intervertebrale und dieser Art das Hineingelangen von Ganglienzellen in die Bahn der vorderen Wurzeln erklären.« Weiter l. c. pag. 567: »Die vorgebrachten Befunde documentiren auf eine, jeden Zweifel ausschließende [?] Art, dass in die Bahn der vorderen Wurzeln Ganglienzellen mittels Abschnürung [scil. vom Spinalganglion] gelangen können.« Noch an mehreren anderen Stellen spricht sich ONODI so aus, und in einem Aufsatz im Medic. Centralblatt 1885 No. 16 und 17 sagt er sogar ausdrücklich: »Auf Grund unserer, das peripherische Nervensystem betreffenden Untersuchungen können wir auf das Bestimmteste behaupten, dass der normale Entwicklungsgang der vorderen Wurzeln keineswegs im Stande ist, die Herkunft der in ihren Bahnen auftretenden Ganglienzellen zu erklären; aus diesem Grunde sind wir unsererseits genöthigt, das Vorkommen solcher Ganglienzellen in die Reihe der anomalen morphologischen Verhältnisse aufzunehmen.«

Meine Beobachtungen besagen im Gegentheil, dass bei Selachiern Medullarzellen aus dem Vorderhorn normalerweise in alle motorischen Nerven gelangen, dass es also keiner besonderen Hypothesen bedarf, um die Fälle zu erklären, wo sie bei erwachsenen Vertebraten im anatomischen Befund nachgewiesen werden.

ONODI citirt selbst zwei solcher Befunde, die ich, da sie nicht Jedermann zugänglich sein werden, auch meinerseits hier anführen will.

Der erste der beiden Autoren ist FREUD, der in seiner oft citirten Arbeit »Über Spinalganglien und Rückenmark des *Petromyzon*« (in: Sitz. Ber. Akad. Wien 78. Bd. 3 Abth. pag. 155) sagt:

»In einigen vorderen Wurzeln des Caudalmarkes fand ich nicht weit von der Theilung der Wurzel in den dorsalen und ventralen Ast kleine, aber vollkommen deutliche Ganglienzellen eingelagert, nie mehr als eine in einer Wurzel, welche zwei oder in einem Falle drei Fortsätze hatten, die in feine Fasern übergingen. Die Beobachtung war eine ganz unzweifelhafte; die Zellen konnten den Wurzeln auch nicht aufgelagert sein, denn man sah sie mitten zwischen den Fasern der vorderen Wurzel liegen.«

Der zweite Autor ist A. E. SCHÄFER, welcher (in: Proc. R. Soc.

Digitized by Google

London Vol. 31 1881 pag. 348) in einer »Note on the occurrence of Ganglion Cells in the Anterior Roots of the Cat's Spinal Nerves« schreibt:

»Ganglion cells are of constant occurrence among the nerve-fibres of the anterior roots of the cat's spinal nerves. They are generally to be found in that part of the anterior root which passes by the ganglion which is seated upon the posterior root. They are not necessarily situated next the ganglion, but are often imbedded in the middle of the anterior root, or found lying along its anterior margin and therefore as far removed as possible from the ganglion upon the other root. Moreover they sometimes occur in the anterior root before this has come in contact with the ganglion, just as isolated ganglion cells are occasionally to be found in the posterior root, some little distance on the spinal-cord side of its ganglion. The cells in question, although not in any case numerous, are to be found in most longitudinal sections of the anterior roots, but they seem to be especially abundant in those of the lower dorsal and lumbar nerves. They resemble on the whole very closely the ganglion cells in the spinal ganglion upon the sensory root, but it has not hitherto been possible to make out their mode of connexion with the nerve-fibres.

»I have sought in vain for ganglion cells in a similar situation in the nerve-roots of man, the dog, the rabbit and the mouse. The evidence, therefore, appears against the existence of any relation between the occurrence of these cells in the anterior root and the phenomenon of sensibility in that root, known as »recurrent sensation«, for the latter has been observed in animals in which I have been entirely unable to detect the existence of the cells in question.«

Es muss weiteren anatomischen Untersuchungen vorbehalten bleiben, über das Vorkommen dieser Ganglienzellen in den motorischen Nerven auch bei anderen Vertebraten Aufklärung zu schaffen. Es wird vielleicht nicht immer gelingen, diese Zellen in der Nähe der Wurzeln zu entdecken, aber das kann nicht beweisen, dass sie nicht in dieselben aus dem Bereich der Vorderhörner ausgetreten seien. Gerade die am Oculomotorius und z. Th. auch beim Abducens beobachteten Thatsachen zeigen, dass diese Ganglienzellen eine ganz specifische Fähigkeit des Wanderns besitzen; und sie können wahrscheinlich an allen motorischen Nerven solche Wanderungen in die Peripherie vornehmen. Ob die Ganglienzellen, welche man in den Wandungen der Gefäße findet, auf solche Vorderhornzellen zu-

Digitized by Google

rückzuführen sind, steht dahin — sie können auch von den eigentlichen sympathischen Ganglien abstammen und desshalb sensiblen Ursprungs sein. Ob auch die aus den Vorderhörnern auswandernden Ganglienzellen sensibler Natur sind, ist freilich noch durch nichts bewiesen oder widerlegt — ihre Function ist einstweilen durchaus räthselhaft und unbekannt. Damit aber stehen freilich diese Ganglienzellen nicht isolirt da, auch von den Ganglienzellen anderer Nerven wissen wir nichts, und es wird vielleicht zeitgemäß sein, über die Beziehungen der Ganglienzellen zu den Nervenfasern neue Aufschlüsse zu gewinnen. Ein solcher Versuch wird in der nächsten Studie unternommen werden, wobei denn auch die gesammten histogenetischen Verhältnisse der motorischen Nerven noch einmal besprochen werden dürften.

Mögen einstweilen die Physiologen mit den hier dargelegten anatomisch-embryologischen Thatsachen etwas anzufangen wissen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Entwicklung des Oculomotorius.

Fig. 1—5. Embryo von *Scyllium canicula*. Länge 12 mm. Anlage des rechten Oculomotorius; die Schnitte sind sagittal und gehen von außen nach innen. Austritt von Medullarzellen in die Wurzelstränge. Bildung des Wurzelnetzes, aus dem der Stamm des Oculomotorius weiterwächst. Vergr. 225.
A. Bodenfläche des Mittelhirns, aus Vorderhornzellen gebildet, bei *B* weiße Substanz. *C* Mesodermzellen. *D* Wurzelnetz des Oculomotorius, aus dem der Stamm *E* hervorgeht. In dem Wurzelnetz liegen eine Menge Medullarzellen (*a*), während noch fortdauernd bei (*b*) neue Medullarzellen aus dem Medullarrohre austreten, neben und mit plasmatischen Ausflüssen der Nervenwurzeln (*c*).

Fig. 6—8. Die Anlage des linken Oculomotorius an demselben Embryo, Schnitte von innen nach außen gehend. *F* Durchschnitt durch die Arteria spinalis. Die übrige Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 1—5. Vergr. 225.

Fig. 9—11. Embryo von *Torpedo ocellata*, beträchtlich älteres Stadium als der vorhergehende. *E* der Oculomotorius, dessen Wurzelstränge in eine Masse zusammengeflossen sind. Die weiße Substanz (*B*) ist schon sehr viel größer als bei dem vorigen Embryo, bei (*b*) sieht man Medullarzellen aus dem Vorderhorn durch die weiße Substanz als schmale Körper sich hindurchzwängen. Vergr. 320.

Digitized by Google

Fig. 12 u. 13. Embryo von *Scyllium catulus*. Das gleiche Stadium wie Fig. 1—8. Buchstabenbezeichnung wie oben. Vergr. 225.

Fig. 14. Embryo von *Torpedo* Fig. 9—11. Anlage eines Blutgefäßes, welches von der Basis durch die weiße Substanz hindurch in die graue Substanz dringt und dabei ein wesentlich anderes Bild bietet, als die auf Fig. 9—11 dargestellten auswandernden Medullarzellen. Vergr. 320.

Tafel 2.

Entwicklung des Oculomotorius.

Fig. 1. Embryo von *Torpedo ocellata*. Sagittalschnitt. Kreuzung des Oculomotorius und des Nasociliaris (Ophthalmicus profundus). Vergr. 38. (*A*) Durchschnitt durch den hinteren Theil der embryonalen Sclerotica, (*B*) das Ganglion Gasseri mit (*C*) Ganglion ciliare s. mesocephalicum (BEARD), aus welchem (*c*) der Nervus ophthalmicus profundus s. nasociliaris quer durch die Anlage der Sclerotica hindurch zieht, (*d*) der Oculomotorius, welcher an der Kreuzungsstelle mit dem Nasociliaris ein Ganglion bildet, (*e*) der N. ophthalmicus superficialis p. facialis, (*f*) Durchschnitt durch den Stamm des Opticus, (*g*) Durchschnitt durch die Arteria chorioidalis, (*h*) Durchschnitt durch den Musc. obliquus superior, (*i*) durch den Musc. obliquus inferior, in welchem der Oculomotorius endet, (*k*) durch den M. rectus superior, (*l*) durch den M. rectus externus.

Fig. 2. Derselbe Schnitt, die Kreuzungsstelle des N. nasociliaris und Oculomotorius, bei 320facher Vergrößerung. Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 1, außerdem bei (*m*) Ganglienzellen des G. mesocephalicum in den Lauf des Nasociliaris eingeschaltet, (*n*) Ganglienzellen des Oculomotorius, (*o*) Durchschnitt durch den N. abducens, (*p*) Mesodermzellen.

Fig. 3. Horizontalschnitt. Embryo von *Scyllium catulus*. Länge 28 mm. Kreuzungsstelle des Oculomotorius und Nasociliaris. (*A*) Stück des Infundibulum, (*B*) Stück der Augenblase (Retina und Chorioidea) (*C*) G. Gasseri, (*a*) Oculomotorius mit Ganglien bei (*b*), (*c*) und (*d*), (*e* Stück des Nasociliaris, (*f*) Stück des Musc. rectus externus. Vergr. 225.

Fig. 4. Horizontalschnitt. Embryo von *Raja* spec. — Situationsbild für die Gruppirung der Oculomotoriusganglien am Stamme vor der Kreuzung mit dem Nasociliaris. Vergr. 30.
(*A*) Mittelhirn, (*B*) Infundibulum, (*C*) Augenblasen, (*D*) und (*E*) Oculomotoriusganglien, die punktirte Linie ist der Oculomotorius selbst, der außerhalb des Schnittes liegt.

Fig. 5—9. Horizontalschnitte durch den Oculomotorius desselben Embryos bei 225facher Vergrößerung. (*D*) das basale Ganglion, (*E*) das mehr peripherische Ganglion. Die Schnitte fangen dorsalwärts an und gehen ventralwärts weiter, so dass die Ganglien dorsalwärts getroffen werden, der Faserverlauf ventralwärts davon. (*F*) die Oculomotoriusfasern, (*G*) dieselben begleitende Blutgefäße.

Fig. 10—12. Sagittalschnitte durch den Oculomotorius eines bedeutend älteren *Raja*-Embryos. (*G*) Oculomotoriusfasern mit den SCHWANN'schen Kernen, (*E*) Ganglienzellen als letzte Reste des gleichnamigen Ganglions in Fig. 5—9. Vergr. 320.

Digitized by Google

Tafel 3.

Embryonalstadien des Trochlearis.

Fig. 1—3. Schematische Abbildungen dreier *Torpedo*-Embryonen, welche auf combinirten Sagittalschnitten die N. trochlearis und oculomotorius zeigen. Der Trochlearis (*t*) bildet auf Fig. 1 ein Netz, in welches das Ganglienleistenganglion (*a*) einbezogen ist. Auf Fig. 2 ist dies Ganglion (*a*) ohne Faserverbindung mit dem Trochlearis, welcher aber bei (*c*) ein anderes Ganglion, gleichfalls aus Ganglienleistenzellen herrührend, zeigt. Bei Fig. 3 sind drei Ganglien (*a*, *b*, *c*) mit dem Trochlearis verbunden, (*o*) Oculomotorius.

Fig. 4 zeigt bei 320facher Vergrößerung die Verhältnisse des Trochlearis, wie sie auf Fig. 1 dargestellt sind.

Fig. 5 zeigt die Verhältnisse des Trochlearis, wie sie Fig. 2 darstellt, wobei zu bemerken, dass das Ganglion (*a*) nicht in derselben Ebene mit dem Trochlearis (*t*) und seinem Ganglion (*b*) liegt, sondern mehrere Schnitte weiter lateralwärts. Vergr. 320.

Tafel 4.

Entwicklung des Abducens.

Fig. 1. Schematisches Situationsbild des Ursprungs des Abducens von *Scyllium catulus*. (*E*) Epiphysis, (*H*) Hypophysis, (*Ch*) Chorda, (*O*) Oculomotorius, (*A*) Abducens mit 6 Wurzelsträngen.

Fig. 2. Derselbe Embryo, den Ursprung des Abducens zeigend. Sagittalschnitt. Vergr. 320.

Fig. 3. Wenig jüngerer Embryo von *Scyllium canicula*. Ursprung des Abducens. Vergr. 320.

Fig. 4 u. 5. *Mustelus*-Embryo. Ursprung der beiderseitigen Abducens. Vergr. 320.

Fig. 6. u. 7. *Pristiurus*-Embryo. Ursprung der beiderseitigen Abducens. Vergr. 320.

Fig. 8. *Raja*-Embryo. Wurzeln des Abducens. Bei (*a*) sind bereits eine größere Zahl von Medullarzellen zur Bildung eines Ganglions ausgetreten, während sie bei (*b*) im Austreten in den vorderen Wurzelstrang begriffen sind. Der Schnitt ist schräg gegen die Sagittalebene gerichtet, so dass nicht alle Wurzelstränge dargestellt sind. Vergr. 320.

Fig. 9. *Mustelus*-Embryo. Zeigt ein schon fortgeschrittenes Stadium in der Entwicklung des Abducens, mit 5 Wurzelsträngen, deren jeder einen Zustrom von austretenden Medullarzellen (*a*) empfängt. Vergr. 320.

Fig. 10. Embryo von *Scyllium catulus*. Noch späteres Stadium. Die Medullarzellen (*m*) liegen pflasterförmig in allen Wurzelsträngen, bei (*a*) macht sich eine Vermehrung solcher Zellen durch Bildung kleiner Chromatinkörperchen bemerkbar. Vergr. 320.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch einen Embryo von *Scyllium canicula*, um den Endverlauf des Abducens (*a*) und seine Lagerung zum Musc. rectus externus (*b*) zu zeigen. Vergr. 25.

Fig. 12. Derselbe Embryo, der den Musc. rectus externus und den Abducens bei 225facher Vergrößerung zeigt. Bei *x* sieht man die im Text beschriebene terminale Ansammlung von Medullarzellen, eben so sind bei *y* dieselben zu erkennen.

Digitized by Google

Tafel 5.

Betheiligung austretender Medullarzellen an der Bildung der motorischen Spinalnerven.

Fig. 1—5. Querschnitte durch die mittlere Rumpfgegend eines Embryos von *Scyllium catulus*: (*m*) ausgewanderte Medullarzellen, (*d*) dorsaler, (*v*) ventraler Ast. Vergr. 300.

Fig. 6—8. Querschnitte durch eine Hypoglossuswurzel eines *Mustelus*-Embryos. (*m*) ausgewanderte Medullarzellen, (*d*) dorsaler, (*v*) ventraler Ast. Vergr. 220.

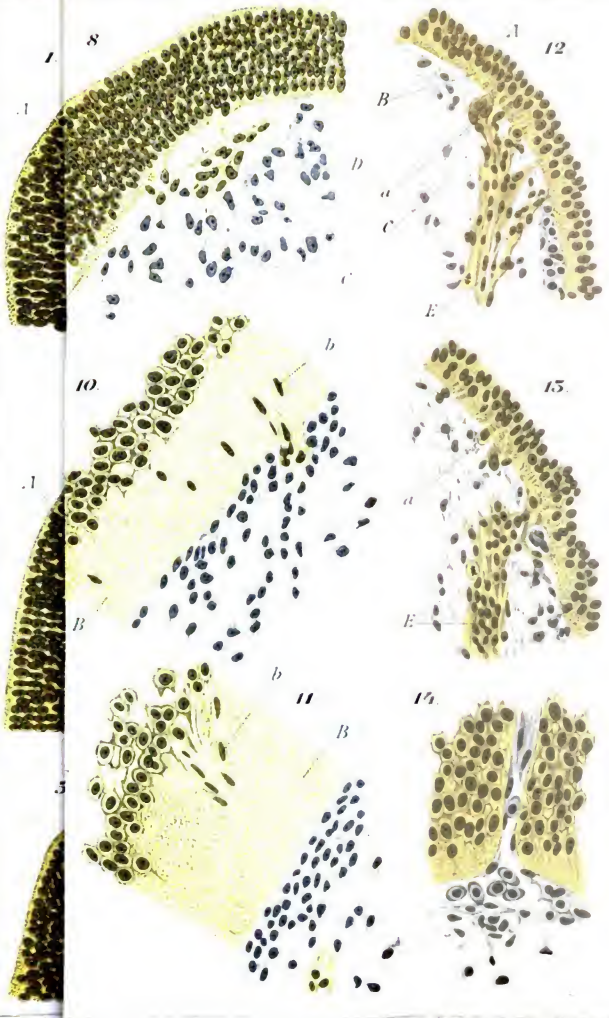
Fig. 9—12. Querschnitte durch Rumpfsegmente eines *Mustelus*-Embryos. (*m*) im Auswandern begriffene Medullarzellen. Vergr. 300.

Fig. 13—15. Horizontalschnitte durch die Anfänge der motorischen Nerven eines *Mustelus*-Embryos von 8 mm Länge. Vergr. 300. Bei (*a*) Fig. 15 sieht man die Erhebung der Muskellamelle des Urwirbels, (*m*) auswandernde Medullarzellen.

Fig. 16. Horizontalschnitt durch die Anfänge von vier motorischen Nerven eines anderen *Mustelus*-Embryos von 8 mm Länge. Vergr. 220.

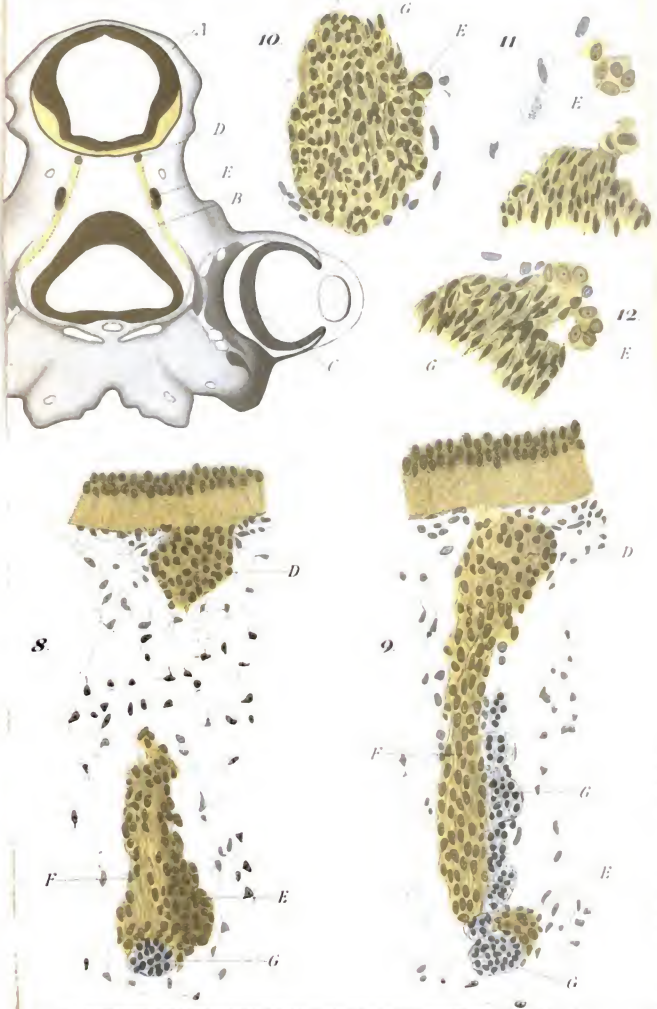
Fig. 17. Horizontalschnitt durch drei Metameren eines *Mustelus*-Embryos von 10 mm Länge. Vergr. 220. (*m*) Medulla, (*g*) Spinalganglien, (*n*) motorische Nerven, (*v*) Vertebralvenen, (*u*) Urwirbel, (*h*) Haut, (*ms*) Mesoderm.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

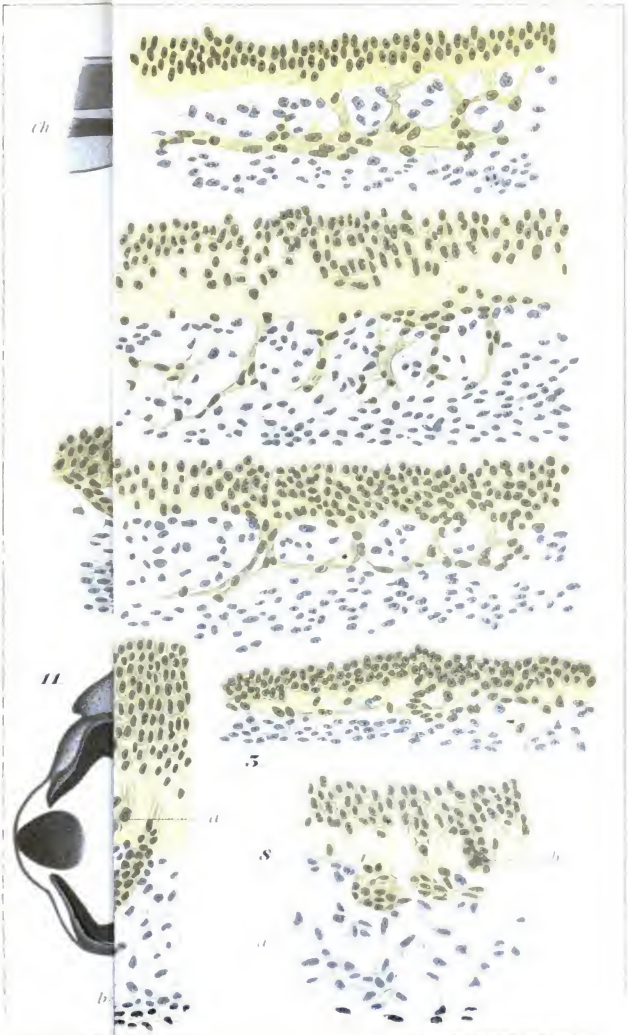


Digitized by Google

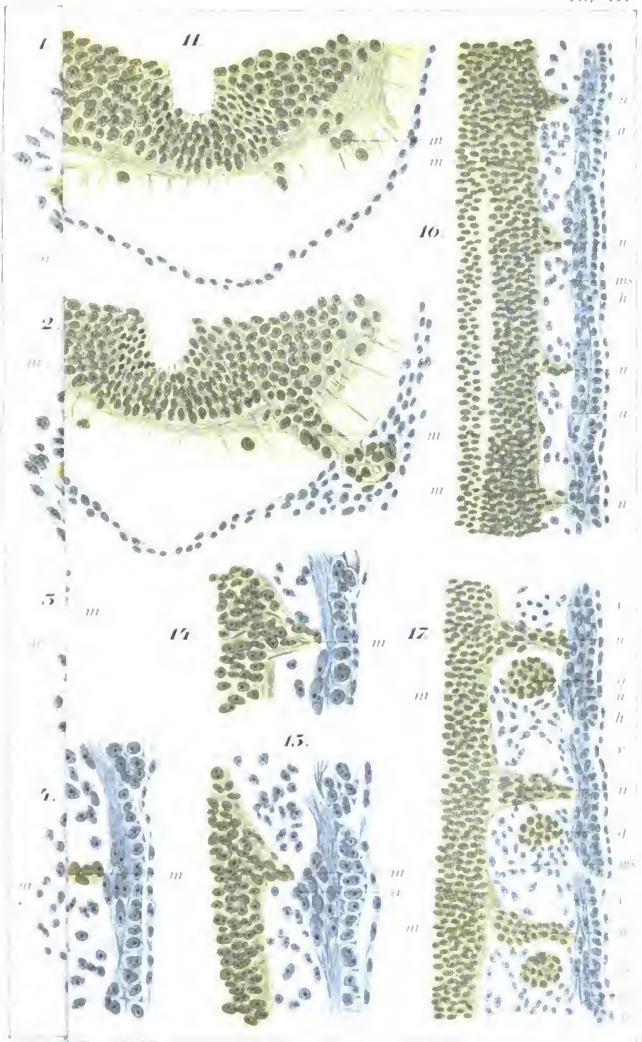
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten.

Erster Theil[1].

Von

Dr. C. v. Wistinghausen
in Berlin.

Mit Tafel 6 und 7.

Es liegt nicht in meiner Absicht, eine genaue historische Übersicht der Mittheilungen, die über den anatomischen Bau und die Biologie der Nereiden von verschiedenen Forschern im Lauf der Zeit gemacht worden sind, hier zusammenzustellen; jedoch glaube ich einige Angaben von EHLERS und CLAPARÈDE über die verschiedenen Formen, unter denen die Nereiden, speciell *Nereis Dumerilii*, auftreten, hier berücksichtigen zu müssen, da erstens in dieser Arbeit oft darauf Bezug genommen wird und zweitens meine Beobachtungen nicht ganz mit denjenigen CLAPARÈDE's übereinstimmen.

Die Nereiden treten bekanntlich, abgesehen von einigen Übergangsstadien, unter zwei ganz verschiedenen Formen auf, nämlich als *Nereis* und als *Heteronereis*. Die Veränderungen, welche *Nereis* bei der Umwandlung in die *Heteronereis*-Form erleidet, wirken so umformend auf den Gesammthabitus, dass CUVIER, M. EDWARDS und GRUBE *Nereis* und *Heteronereis* als zwei verschiedene Genera beschrieben. EHLERS[2] gelang es den Beweis zu liefern, dass *Heteronereis* nur eine Formwandlung von *Nereis* sei.

[1] Ich hatte die Absicht, den zweiten Theil, die Organogenie, unmittelbar folgen zu lassen, sehe mich aber aus verschiedenen Gründen dazu gezwungen, meine Arbeiten zu unterbrechen, so dass der zweite Theil nicht vor Jahresfrist erscheinen kann.

[2] EHLERS. Die Borstenwürmer Leipzig 1868. II. Abtheilung.

Digitized by Google

Ehlers unterschied zwei Formen, unter denen überhaupt Nereiden auftreten: die atoke (*Nereis*-Form) und die epitoke (*Heteronereis*-Form); er war der Ansicht, dass nur die letztere sich fortpflanzen könnte, während die atoke Form niemals geschlechtsreif sei, wohl unreife Eier besäße, aber erst, wenn sie die Umwandlung zur epitoken Form durchlaufen hätte, geschlechtsreif würde. Diese Ansicht entsprach jedoch nicht vollkommen den Thatsachen. Claparède[1] bestätigte die Ehlers'schen Angaben in so fern, dass *Heteronereis* eine Formwandlung von *Nereis* sei, wies jedoch nach, dass beide Formen geschlechtsreif seien.

In welchem Verhältnis stehen nun diese beiden Formen zu einander? Um der Lösung dieser Frage näher zu treten, unterzog Claparède die verschiedenen Formen der Nereiden einer sorgfältigen Untersuchung und gelangte zu dem überraschenden Resultate, dass der Formenreichthum der Nereiden viel größer sei, als bisher angenommen war, und dass beispielsweise die Species *Nereis Dumerilii* unter 5 verschiedenen Formen aufträte, von denen 3 der *Nereis*- und 2 der *Heteronereis*-Form angehören sollten. Es sind folgende:

1) Die kleine *Nereis Dumerilii* (Form *A*), Länge 12—15 mm. 30—45 Segmente. Von den *Nereis*-Formen sollte nach Claparède nur diese geschlechtsreif werden.
2) Die zweite *Nereis*-Form (Form *B*) unterscheidet sich von der vorhergehenden nur in der Größe, hat 50—75 Segmente. Claparède war der Meinung, dass diese Form nicht geschlechtsreif würde, und bezeichnete sie als »entièrement dépourvus de tous caractères sexuels« (pag. 65).
3) Die dritte *Nereis*-Form bildet die Übergangsform zur großen *Heteronereis*; sie unterscheidet sich von den beiden vorhergehenden hauptsächlich in Größe und in Färbung. Sie wird in dieser Form nicht geschlechtsreif, enthält aber unreife *Heteronereis*-Eier. Claparède bezeichnet dieselbe als phase épigame.
4) Die kleine *Heteronereis*-Form erreicht die Größe von 20—40 mm, hat 65—75 Segmente und tritt in den Monaten Januar bis März pelagisch auf.
5) Die große *Heteronereis*-Form findet man nur in Tuben, aber niemals pelagisch schwimmend. Die Eier der beiden *Heteronereis*-Formen sind verschieden.

[1] Claparède, Les Annelides chétopodes du Golfe de Naples. Supplément 1870.

Digitized by Google

Während eines längeren Aufenthalts in Messina[1] und Neapel habe ich mich mit der Entwicklung von *Nereis Dumerilii* eingehender befasst und dabei über die verschiedenen Formen Folgendes beobachtet:

1) Die kleine *N. Dumerilii*, wie sie CLAPARÈDE schildert, ist, so lange sie die von ihm angegebene Größe von 12—15 mm hat, nicht geschlechtsreif, und ich halte dieselbe für eine Jugendform der nächstfolgenden
2) zweiten *Nereis*-Form; diese wird in Messina und Neapel geschlechtsreif, und die Eier sind Gegenstand meiner Untersuchung gewesen. Die geschlechtsreife *N. Dumerilii* ist 15—30 mm lang, hat 50—75 Segmente und ist getrenntgeschlechtlich. In Messina fand ich vom April bis Ende Juli, in Neapel von Anfang December an in den Tuben dieser Form befruchtete Eier. Man trifft unter dieser Form jedoch oft Individuen an, die nicht geschlechtsreif werden; diese nehmen, wie ich es in meinen Aquarien beobachten konnte, an Größe mit der Zeit bedeutend zu und wachsen zur
3) dritten *Nereis*-Form aus, welche 55—65 mm lang wird; die Farbe schimmert am Kopf und den vorderen Segmenten ins Bläuliche. In den Tuben dieser Art findet man niemals Eier, die Thiere selbst enthalten unreife *Heteronereis*-Eier. Diese Form bildet das Übergangsstadium zur
4) großen *Heteronereis Dumerilii*. Die Umwandlung findet in Messina im Juni und Juli statt, geschlechtsreif wird diese Form im August.
5) Die kleine *Heteronereis*-Form tritt im Februar—März pelagisch auf und ist dann geschlechtsreif. Sie entwickelt sich aus der kleinen *Nereis*-Form. In Neapel fand ich in den Herbstmonaten September und October die kleine *Nereis*-Form in Umwandlung zur *Heteronereis*; die Veränderungen an den Rudern und Augen waren zum Theil schon vorhanden.

Überblicken wir nochmals das Verhalten der verschiedenen

---

[1] Während meines Aufenthalts in Messina hatte Prof. KLEINENBERG die Liebenswürdigkeit mir einen Arbeitstisch in seinem zoologischen Institut zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihm hiermit auch öffentlich meinen verbindlichsten Dank abstatte.

Digitized by Google

Formen von *Nereis* und *Heteronereis Dumerilii*, so lassen sich die Resultate der Untersuchung etwa wie folgt zusammenfassen: Die jugendliche *N. Dumerilii* wird entweder schon als *Nereis* geschlechtsreif, wenn sie die Größe von 15—30 mm erreicht, oder sie wandelt sich in die kleine *Heteronereis*-Form um und wird erst als solche geschlechtsreif. Die Eier der geschlechtsreifen *N. Dumerilii* enthalten reichlich Nahrungsdotter, werden in Tuben abgelegt und entwickeln sich direct ohne Metamorphose. Die kleine *Heteronereis* hingegen tritt im Frühjahr in großen Schwärmen pelagisch auf und legt die Eier in Gallerthaufen an der Oberfläche des Wassers ab; die Eier enthalten wenig Nahrungsdotter und entwickeln sich indirect, mit Metamorphose (Trochophoralarve). Aus unbekannten Gründen werden jedoch eine Anzahl von Individuen der *Nereis*-Form, wenn sie die oben angeführte Länge der geschlechtsreifen *Nereis* erreicht haben, nicht geschlechtsreif, wandeln sich auch nicht in die kleine *Heteronereis* um, sondern nehmen mit der Zeit bedeutend an Größe zu, erreichen eine Länge von circa 65 mm, werden aber in dieser Form niemals geschlechtsreif, sondern verwandeln sich zur Zeit der höchsten Geschlechtsreife in die große *Heteronereis*. Die Eier der letzten Form enthalten wenig Nahrungsdotter und werden in Tuben abgelegt. Die große *Heteronereis* tritt niemals pelagisch auf. Wie die Entwicklung verläuft, ob mit, ob ohne Metamorphose, ist unbekannt, doch glaube ich aus dem geringen Gehalt der Eier an Nahrungsdotter schließen zu können, dass ersteres der Fall ist.

In welchem Verhältnisse diese Formen zu einander stehen, ob die Nachkommen einer jeden Form nur in derselben Form geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen, oder ob die jugendliche *Nereis Dumerilii* je nach den äußeren Lebensbedingungen bald als kleine *Heteronereis*, bald als *Nereis*, bald als große *Heteronereis* geschlechtsreif wird, das sind Fragen, die noch vollkommen unbeantwortet geblieben sind.

Bemerken will ich noch, dass alle 3 Formen getrenntgeschlechtlich sind.

Eiablage und Tubenbau.

Nereis Dumerilii besitzt in der Körperwand eine große Anzahl von Hautdrüsen, die bald als einzelne Follikel, bald zu größeren Gruppen vereinigt über den ganzen Körper verbreitet sind. Außer-

Digitized by Google

dem finden sich Haufen von großen Drüsenzellen auch an jedem Parapodium, 3 am oberen, 2 am unteren Aste. Das Secret dieser beiden Arten von Hautdrüsen wird durch Porenkanäle nach außen entleert, nimmt sofort eine zähe lederartige Consistenz an, bildet um das Thier herum eine Hülse und liefert so das Material für die zu bauende Röhre. Diese besteht nur aus dem erstarrten Secret; es werden keine Fremdkörper, nie kleine Steinchen oder Algenpartikel zum Bau verwendet. Anfangs sind die Wandungen fast glashell durchsichtig, mit der Zeit jedoch nehmen sie eine opake gelbliche Farbe an. Das Lumen der Röhre ist ungefähr einhalbmal größer als der Durchmesser des Thieres selbst; die Länge ist sehr verschieden, gewöhnlich jedoch doppelt so groß wie das Thier. Das eine Ende der Tube ist geschlossen, das andere offene dient als Ausführungsgang. Die Tuben werden zwischen Algen angelegt; mit Vorliebe wird Gelidium corneum und Ulva lactuca gewählt.

Die Eiablage habe ich an Thieren beobachtet, die ich in Aquarien hielt. Ich nahm zu diesem Zweck flache Glasschalen, die halb mit filtrirtem Seewasser gefüllt wurden, legte einige nicht allzu große Stücke von Ulva lactuca hinein und bedeckte die Gefäße mit Glasscheiben. Ulva lactuca dient einerseits den Thieren als Nahrung, andererseits erzeugt sie reichlich Sauerstoff, so dass das Wasser in den Gefäßen stets genügend davon enthält. Das Wasser muss, sobald es sich anfängt zu trüben und einen leicht putriden Geruch annimmt, sofort gewechselt werden. Die Würmer kann man in so eingerichteten Aquarien sehr lange Zeit halten; man muss nur darauf achten, dass erstens nicht zu viel Exemplare in einem Gefäße vorhanden sind und zweitens das Wasser stets frisch bleibt.

Das Weibchen legt die Tuben theils an den Glaswänden des Gefäßes, theils zwischen den Algen an. Das Männchen hält sich in der Nähe der Tube auf und sucht jeden sich nähernden Gefährten oft nach heftigen Kämpfen zu vertreiben. Einige Zeit vor der Eiablage befindet sich das ♂ stets in der Tube; Eiablage und Spermaabgabe findet zu gleicher Zeit statt. Wenn kein ♂ vorhanden ist, so kriecht das ♀ aus der Röhre und lässt die Eier auf den Boden des Gefäßes oder auf Algen fallen; die so abgelegten Eier sind dann stets unbefruchtet und entwickeln sich nicht.

In den Tuben werden die befruchteten Eier in einer einschichtigen Lage an der inneren Wand abgelegt; vom Innenraum sind sie jedoch durch eine ganz dünne Membran geschieden, welche sie vor directem Contact mit dem Wasser schützt. Das ♂ verlässt nach

Digitized by Google

Befruchtung der Eier die Tube, das ♀ hingegen bleibt während der ganzen Dauer der Entwicklung darin und bewegt sich beständig in schlangenartigen Windungen, um dadurch den Zufluss sauerstoffreichen Wassers zu ermöglichen. Wird es aber daraus vertrieben, so entwickeln sich die Eier nicht weiter und sterben ab.

Die Entwicklungsdauer der Eier wird von der Temperatur des Wassers stark beeinflusst, ja in einem solchen Grade, dass ich auf eine Angabe der Zeitdauer und auf Eintheilung in Zeitperioden vollkommen verzichten musste, weil je nach der Temperatur die Entwicklung um das Doppelte, sogar Dreifache verlangsamt oder beschleunigt wurde. Beispielsweise war in Messina im April nach 30 Stunden die Epibolie beendigt, in Neapel dagegen im Januar erst nach 70 Stunden! Von April bis Juli entwickelten sich die Eier in meinen Aquarien vollkommen normal und Missbildungen bekam ich äußerst selten zu Gesicht. Hingegen in den Wintermonaten, bei einer Durchschnittszimmertemperatur von 12° C., entwickelten sie sich fast durchweg abnorm. In den von den Fischern frisch gebrachten Tuben waren die Embryonen normal entwickelt; ließ ich aber die Tuben in den Wintermonaten in meinen Aquarien liegen, so waren nach 24 Stunden sämmtliche Embryonen entweder abgestorben oder hatten sich anomal weiter entwickelt.

Methoden der Untersuchung.

Obgleich bei dieser Untersuchung im Allgemeinen nur die gebräuchlichen Methoden angewendet worden sind, so scheint es mir doch geboten zu sein, sie hier ausführlich mitzutheilen, weil das Nereidenei dem Forscher in vieler Hinsicht recht viel Schwierigkeiten bereitet und das Auffinden der passenden Methoden meist mit viel Aufwand von Zeit und Mühe verbunden war.

Um eine ununterbrochene Serie der Entwicklungsstufen, insbesondere der ersten Furchungsstadien, zu erhalten, ist es durchaus nothwendig, die Nereiden in Aquarien zur Eiablage zu bringen. Zu diesem Zwecke benutzte ich flache Glasschalen, in der oben pag. 45 angegebenen Weise. Aus dem frisch gebrachten Material werden diejenigen ♀ ausgesucht, welche strotzend mit Eiern gefüllt sind, sich also kurz vor Eintritt der Laichung befinden; geschlechtsreife ♂ giebt es stets in genügender Menge, man sorge aber dafür, dass ungefähr dreimal so viel ♂ wie ♀ in den Aquarien sich befinden. Das ♀ ist leicht zur Eiablage zu bringen. Sobald man es ins

Digitized by Google

Aquarium gesetzt hat, baut es sich eine Tube und legt nach einigen Tagen, in Messina regelmäßig zwischen 11 und 12 Uhr Morgens, darin die Eier ab, die dann vom ♂ befruchtet werden (s. oben pag. 45).

Will man der Tube eine Anzahl Eier entnehmen, so macht man am geschlossenen Ende mit einer feinen Schere einen kleinen Einschnitt und saugt mit einer feinen gebogenen Glaspipette, an deren Ende ein Gummihütchen befestigt ist, eine beliebige Anzahl Eier auf. Das ♀ verklebt den Einschnitt wieder, um das Eindringen des Seewassers zu verhüten und die Embryonen vor directem Contact mit dem Wasser zu schützen. Beim Einschneiden und Einführen der Pipette muss man recht vorsichtig zu Werke gehen, um das ♀ nicht zu vertreiben; sobald es nämlich die Tube verlässt, hört die Entwicklung der Eier auf. Dies kann auch bei einiger Vorsicht leicht verhütet werden; beispielsweise habe ich alle viertel Stunden aus ein und derselben Tube Eier entnommen, ohne dass das ♀ sich stören ließ.

Die Furchung, sowie die Entstehung der Mikromeren, Encephaloblasten und Somatoblasten lassen sich am lebenden Embryo leicht verfolgen, jedoch schon bei beginnender Theilung der Mikromeren sind die von nun an sich abspielenden Vorgänge am lebenden Embryo nicht mehr in genügender Deutlichkeit wahrzunehmen, weil die vollkommen durchsichtigen Elemente des Blastoderms auf den dotterreichen, ganz undurchsichtigen Makromeren nicht mehr zu erkennen sind. Man ist in Folge dessen vollkommen auf das Studium der Oberflächenbilder conservirter Embryonen angewiesen; verfügt man jedoch über eine ununterbrochene Serie der Entwicklungsstufen, so kann man mit Hilfe dieser Methode die Entwicklung von Stufe zu Stufe verfolgen.

Für das Studium der Oberflächenbilder eignen sich am besten die mit der KLEINENBERG'schen Pikrinschwefelsäure conservirten Eier. Die Pikrinschwefelsäure wurde folgendermaßen hergestellt: zu 100 Raumtheilen einer vollkommen gesättigten wässerigen Lösung von Pikrinsäure werden 2 Raumtheile concentrirter Schwefelsäure und 300 Raumtheile Aqua destillata hinzugefügt. Nach Zusatz der Schwefelsäure schlagen sich Pikrinkrystalle nieder, jedoch wird der Niederschlag nicht abfiltrirt, er löst sich nach Zusatz der 300 Raumtheile Aqua destillata wieder vollkommen auf. Die Eier werden $1^1/_2$—2 Stunden in der Pikrinschwefelsäure gelassen, alsdann 2 Tage in 70%igem Alkohol ausgewaschen, der häufig, insbesondere in den ersten

Digitized by Google

Stunden, gewechselt werden muss, und schließlich in 90%igen Alkohol übertragen.

Von den übrigen zahlreichen Conservirungsflüssigkeiten waren von vorn herein diejenigen ausgeschlossen, welche die Dottermassen in irgend einer Weise dunkel tingiren, weil so conservirte Eier keine guten Oberflächenbilder ergaben, und es auch in Folge dessen bei der Einbettung in Paraffin nicht möglich war, den Embryonen die gewünschte Lage zu geben. Hierzu gehörte auch leider eine gleich zu erwähnende modificirte FLEMMING'sche Lösung, die sonst in Hinsicht der Erhaltung der histologischen Structur mir die besten Resultate lieferte.

Die sonst so beliebte Mischung von Sublimat mit Eisessig hat sich bei der Conservirung der *Nereis*-Eier absolut nicht bewährt. Ich habe sie in den verschiedensten Mischungen angewendet, jedoch war eine Gesammtschrumpfung der Eier unausbleiblich. Verhältnismäßig günstige Resultate, aber nur für Oberflächenbilder, erhielt ich noch mit folgender Mischung: Concentrirte Sublimatlösung 100 Theile, Aqua destillata 100 Theile, Eisessig 5 Theile. Die Eier wurden in dieser bis auf 40° Celsius erwärmten Lösung 5 Minuten gelassen, alsdann direct in 50%igen Alkohol gebracht, wo sie bis 2 Stunden blieben, in 70%igem Alkohol ausgewaschen und aufbewahrt. Sie geben ganz gute Oberflächenbilder, eignen sich jedoch nicht zum Studium der Schnitte, weil die histologische Structur schlecht erhalten ist und die Zellgrenzen nicht hervortreten. Außerdem lassen sich die Eier schlecht aufbewahren, da nachträgliche Schrumpfung in einigen Wochen eintritt.

Größere Embryonen, welche schon durch ihre äußere Form eine Orientirung behufs Anfertigung von Schnitten ermöglichen, wurden ausschließlich mit einer modificirten FOL-FLEMMING'schen Lösung conservirt: 1%ige Osmiumsäure 1—1,5 Raumtheile, 1%ige Chromsäure 25 Raumtheile, 2%ige Essigsäure 5 Raumtheile, Wasser 70 Raumtheile. Die Embryonen werden 1 Stunde in der Lösung gelassen, alsdann 24 Stunden in Wasser ausgewaschen, auf 3 Stunden in 50%igen Alkohol übertragen und in 70%igem Alkohol aufbewahrt. Mit keiner anderen Conservirungsflüssigkeit habe ich so gute Resultate erzielt: die histologische Structur ist vorzüglich erhalten, die Zellgrenzen sind scharf und die Tinctionsfähigkeit lässt nichts zu wünschen übrig.

Für die Gewinnung guter Oberflächenbilder eignet sich die KLEINENBERG'sche alkoholische Hämatoxylinlösung am besten. Alle wässerige oder schwach alkoholische Farbstofflösungen konnten nicht

Digitized by Google

angewendet werden, weil leicht eine Quellung der Eier eintrat; die alkoholische Boraxcarminlösung färbt hingegen die Dottermassen mit, und so waren keine guten Oberflächenbilder mit ihr zu erzielen.

In der alkoholischen Hämatoxylinlösung ließ ich die Eier 2 Stunden liegen, alsdann wurden sie in ganz schwach angesäuertem 70%igen Alkohol entfärbt, dann auf 24 Stunden in 90%igen und auf 24 Stunden in absoluten Alkohol gebracht. Man muss nur dafür sorgen, dass die Säure vollständig ausgewaschen wird, da sonst leicht der Farbstoff mit der Zeit vollständig aus den Präparaten schwindet. Gewöhnlich genügt schon das 24stündige Verweilen der Eier in 90%igem Alkohol, um die Säure zu entfernen, jedoch zog ich es vor die Eier, besonders wenn sie in Schnitte zerlegt werden sollten, aus dem angesäuerten Alkohol auf einige Minuten in ein Uhrschälchen mit 70%igem Alkohol zu übertragen, dem ich 3—5 Tropfen einer alkoholischen Lösung von Natron bicarbonicum hinzugefügt hatte. Natron bicarbonicum wird in 70%igem Alkohol heiß gelöst, die erkaltete Lösung filtrirt. Es löst sich nur wenig in Alkohol, jedoch genug, um die Säure in den Objecten vollständig zu neutralisiren. Das Natron bicarbonicum ist den ammoniakalischen Lösungen weit vorzuziehen, weil es die Gewebe nicht im geringsten angreift.

Die Herstellung der Kleinenberg'schen Hämatoxylinlösung ist leider mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, und nur in den seltensten Fällen gelingt sie überhaupt. Die Ursachen hierzu liegen erstens am Hämatoxylin und zweitens am Alaunzusatz. Der Alaun löst sich so gut wie gar nicht im Alkohol, hingegen löst sich die Schwefelsäure des Alauns sehr leicht, und je nachdem man nun vom Alaun viel oder wenig nimmt und ihn fein gerieben oder in Stücken dem Alkohol hinzufügt, geht viel oder wenig Schwefelsäure in den Alkohol über, und die so hergestellte Lösung reagirt bald schwach bald stark sauer. Beim Zusatz der Chlorcalciumlösung zur Alaunlösung bildet sich ein Niederschlag von Gips und freie Salzsäure. Die filtrirte Chlorcalciumalaunlösung enthält also Chlorcalcium, Chloraluminium und freie Salzsäure. Vom Gehalt an letzterer hängt die Farbe und Tinctionsfähigkeit ab: bei Gegenwart von viel freier Salzsäure ist die Lösung röthlich braun, die Färbekraft gering, bei Gegenwart von wenig Salzsäure nimmt die Lösung eine tiefe blauviolette Farbe an und ist die Tinctionsfähigkeit vorzüglich; enthält die Lösung keine freie Salzsäure, so fällt das Hämatoxylin aus. Bemerken will ich jedoch, dass einige Hämatoxylinsorten die gewünschte tiefe blauviolette Farbe in der Lösung überhaupt nie annehmen und doch gut färben.

Digitized by Google

Wer sich mit der Herstellung der KLEINENBERG'schen Hämatoxylinlösung nicht abquälen will, dem rathe ich, dieselbe aus dem chemischen Laboratorium von Dr. GRÜBLER in Leipzig zu beziehen. Ich habe sie wiederholt von dort bezogen und stets damit bei *Nereis*-Embryonen vorzügliche Resultate erhalten.

Neuerdings habe ich auf Anrathen von Professor P. MAYER meine Versuche auch mit dem Hämateïn angestellt. Dieses scheint leider wie das Hämatoxylin kein chemisch reiner Körper zu sein und in Folge dessen verhält es sich, je nachdem aus welcher Fabrik bezogen, verschieden. Mit Hämateïn von MERCK in Darmstadt habe ich mir eine gut färbende Lösung folgendermaßen hergestellt:

Es werden 9 g Chlorcalcium im 6 ccm 70%igem Alkohol gelöst, 0,3 g fein zerriebener Alaun hinzugefügt und langsam erhitzt, bis die Lösung einmal aufkocht. Ferner werden 0,5 g fein zerriebener Ammoniakalaun in 30 ccm 70%igem Alkohol langsam erhitzt, bis die Flüssigkeit einmal aufkocht. Von der ersten Lösung werden 3 Theile mit 24 Theilen der zweiten Lösung vermischt und der Niederschlag wird abfiltrirt. Auf ein Uhrschälchen dieser Lösung fügt man 1—2 Tropfen einer gesättigten Lösung von Hämateïn in absolutem Alkohol. Die Eier verbleiben 1 Stunde darin und werden in schwach angesäuertem Alkohol entfärbt.

Eine Orientirung des Embryos behufs Anfertigung von Schnitten ist bei den Nereidenembryonen sehr leicht. In den frühen Entwicklungsstufen dienen die Somatoblasten und ihre Descendenten, welche schon mit der Lupe zu erkennen sind, in den späteren Stadien die ventrale Rumpfanlage zur leichten Orientirung, und man kann ohne Schwierigkeiten dem Embryo im flüssigen Paraffin jede gewünschte Lage geben, so dass die Schnittrichtung auf das genaueste zu bestimmen ist.

Bau des reifen Eies.

Das reif abgelegte Ei von *Nereis Dumerilii* hat eine sphärische Gestalt: die Hauptachse, die Verbindung zwischen animalem und vegetativem Pol, ist verkürzt. Die Größe der reifen Eier, verschiedenen Tuben entnommen, unterliegt oft verhältnismäßig recht bedeutenden Schwankungen; die Länge der Hauptachse variirt zwischen 260—310 μ, die der Querachse zwischen 290—390 μ. Ähnliches kommt übrigens auch bei Eiern anderer Chaetopoden, z. B. Aphroditeen, wie KLEINENBERG angiebt, vor; bei *Lopadorhynchus* beobachtete derselbe Autor

Digitized by Google

häufig genug, dass von zwei Larven der nämlichen Ausbildungsstufe die eine um die doppelte, ja sogar dreifache Größe die andere übertraf, und KLEINENBERG glaubt auch hier annehmen zu können, dass diese auffallende Ungleichheit auf ursprüngliche Größenverschiedenheiten der Eier zurückzuführen sei. So beträchtliche Größenunterschiede konnte ich bei *Nereis Dumerilii* in den späteren Entwicklungsstadien nicht constatiren; freilich machen auch hier sich Größenverschiedenheiten geltend, jedoch sind sie den oben angeführten Maßangaben proportional.

Die Farbe der Eier ist hellgelb; das Ei selbst ist bei durchfallendem Lichte betrachtet vollkommen undurchsichtig. Am oberen, animalen Pol bemerkt man eine nahezu kreisförmige, dellenartig erscheinende Vertiefung; hier findet sich eine dichtere Ansammlung des Bildungsdotters und von hier aus beginnt auch das Ei sich zu zerklüften. Der Nahrungsdotter ist reichlich vorhanden und besteht aus kleinen gelben Kugeln; zwischen denselben sieht man den Bildungsdotter als ein feinkörniges Protoplasma vertheilt.

Das Ei ist umgeben von einer ziemlich starken Dotterhaut und von einer dicken, glashell durchsichtigen Gallerthülle, deren Durchmesser circa 78 μ beträgt. Bei Eiern von *Nereis Dumerilii* schwindet diese Gallerthülle sehr bald und ist am 2. oder 3. Tage der Entwicklung nicht mehr nachweisbar; es scheint, dass sie von den sich entwickelnden Embryonen als Nahrung resorbirt wird. Die Dotterhaut wird nicht abgeworfen, sondern bildet schließlich die Cuticularschicht des Annelids.

Auf eine Untersuchung der feineren Vorgänge, die sich im Inneren der Eizelle vor und nach Befruchtung abspielen, habe ich von vorn herein verzichtet, da die dotterreichen Eier wegen ihrer Undurchsichtigkeit dafür ein sehr ungünstiges Object sind.

Furchung (Tafel 6).

Ungefähr eine Stunde nach der Befruchtung des Eies beginnt die Furchung. Sie ist total und inäqual. Das Ei wird zuerst durch eine meridionale Furche in zwei Blastomeren getheilt, von denen die eine größer ist (Fig. 1 und 2), alsdann erfolgt die zweite Theilung, die ebenfalls meridional verläuft und nahezu rechtwinklig die erste Furchungsebene schneidet. Durch die zweite Furche wird das größere Segment in zwei ungleiche (Fig. 3 *A* und *B*), das kleinere in zwei gleiche Theile (*C* und *D*) zerlegt, so dass das Ei in vier Blastomeren

Digitized by Google

zerfällt, von denen drei gleich groß sind, die vierte (*A*) aber an Größe die anderen übertrifft (Fig. 3).

Nach Ablauf der zweiten Theilung bemerkt man am animalen Pol, jetzt viel deutlicher als früher, an den Spitzen der Blastomeren eine kreisförmige Ansammlung von Bildungsdotter, die sich mehr und mehr von dem übrigen dotterreichen Inhalt der Blastomeren abzugrenzen beginnt; Anfangs ist sie flach scheibenförmig, alsdann aber wölbt sich an dieser Stelle aus den Spitzen der 4 Blastomeren das Protoplasma hervor und bildet 4 gleichgroße halbkugelförmige Erhöhungen, die sich dann von den Blastomeren abschnüren und 4 halbkugelförmige Zellen von gleicher Größe darstellen (Fig. 4 und 5). Diese 4 Micromeren bestehen nur aus Protoplasma und enthalten keine Dotterelemente; die großen Kerne erkennt man erst nach Anwendung von Reagentien. Aus diesen vier Micromeren entstehen die Kopflappen, aus denen sich Gehirn und Sinnesorgane des Kopfes entwickeln; aus diesem Grunde werden hier die vier ersten Micromeren als Encephaloblasten bezeichnet.

Nach kurzer Pause schnüren sich von den 4 Macromeren am animalen Pol in derselben Weise wiederum 4 Zellen ab, die hinter und zwischen den Encephaloblasten erscheinen; von diesen neuentstandenen Zellen sind 3 gleich groß und stimmen in der Größe mit den Encephaloblasten überein, während diejenige, die aus der größten Macromere *A* sich abschnürt, die anderen bedeutend an Größe übertrifft (Fig. 6).

Diese große Zelle sei hier als Somatoblast I bezeichnet. Es wiederholt sich dieser Vorgang genau in derselben Weise: abermals schnüren sich aus den Macromeren *B*, *C*, *D* 3 gleichgroße Micromeren ab, während aus der größten Macromere *A* eine große Zelle, Somatoblast II, sprosst (Fig. 7).

Somatoblast I und II bilden die Keime, aus denen der ganze Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes, sich entwickelt.

Betrachten wir auf dieser Entwicklungsstufe das sich furchende Ei, so sehen wir, dass von den 4 Macromeren sich bisher 12 Zellen abgeschnürt haben: zuerst die 4 Encephaloblasten, dann 3 Micromeren und Somatoblast I, dann nochmals 3 Micromeren und Somatoblast II (Fig. 7).

Hiermit ist die Trennung der ectodermalen Elemente von den entodermalen beendet, und die Macromeren bringen jetzt keine Micro-

Digitized by Google

meren mehr hervor. Sie stellen die 4 Urentodermzellen dar, welche außer den Entodermelementen noch reichlich Nahrungsdotter enthalten; sie bleiben in ihrer äußeren Form lange Zeit hindurch unverändert, so dass sie, namentlich durch die charakteristische Form der größten Macromere *A*, eine Orientirung über Vorn und Hinten, Oben und Unten am Embryo leicht ermöglichen. Die große Macromere *A* und Macromere *B* bilden die dorsale Fläche des künftigen Embryos, *C* und *D* die ventrale; daher wird die Furche zwischen *C* und *D* Ventralfurche genannt: sie entspricht genau der Medianlinie des Embryos. Die Furche zwischen *A* und *B* mag Dorsalfurche heißen, die Furchen zwischen *A* und *D* einerseits und zwischen *B* und *C* andererseits sind Lateralfurchen (Fig. 3).

Die Bildung der Keimblätter.

Entstehung des Ectoderms (Tafel 6).

Das äußere Keimblatt zeigt eine so frühzeitige Differenzirung, dass eine gesonderte Besprechung der einzelnen Theile nothwendig erscheint. Es lassen sich drei Arten von Zellen unterscheiden, welche das äußere Keimblatt zusammensetzen:

1) Die Descendenten der Micromeren.
2) Die Descendenten der Encephaloblasten.
3) Die Descendenten der Somatoblasten.

Schicksal der Micromeren und ihrer Descendenten. Mit Ausnahme der Encephaloblasten und Somatoblasten schnüren sich im Ganzen 6 Micromeren von den Macromeren ab; alle liegen auf der oberen Polfläche und erscheinen als helle halbkugelförmige Zellen in der Größe der Encephaloblasten. Nachdem sich die ectodermalen Elemente von den entodermalen getrennt und die letzten drei Micromeren sich abgeschnürt haben, beginnen sich die Micromeren durch Theilung zu vermehren. Zuerst theilen sich die mit Somatoblast I gleichzeitig entstandenen 3 Micromeren, die übrigen theilen sich ebenfalls schnell hinter einander und bilden schließlich eine kappenförmige Zellenmasse, welche das obere Drittel der Macromeren umfasst; im Centrum dieser kappenförmigen, aus den Descendenten der Micromeren bestehenden Zellenmasse liegen die noch ungetheilten 4 Encephaloblasten, durch ihre Größe und durch ihre großen Kerne von den Descendenten der Micromeren wesentlich unterschieden (Fig. 8). Durch fortschreitende Theilung vermehren sich

Digitized by Google

die Descendenten der Micromeren, verlieren mehr und mehr ihr ursprüngliches Aussehen und bilden schließlich große, flache Zellen mit verhältnismäßig kleinen Kernen. Auf Schnitten erscheinen die Descendenten der Micromeren im Gegensatz zu den übrigen Elementen des Ectoderms als eine dünne (nur 6,5 μ) einschichtige Zellenlage. Das Protoplasma ist feinkörnig, die Kerne enthalten meist ein bis zwei Kernkörperchen und färben sich nur schwach.

Welche Bedeutung haben nun die Descendenten der Micromeren und was entsteht aus ihnen? Obgleich es schwierig, ja fast unmöglich sein dürfte, das Schicksal jeder einzelnen dieser Zellen zu verfolgen, so glaube ich doch mit Bestimmtheit aussprechen zu können, dass sie am Aufbau des Körpers in so fern sich nicht betheiligen, als sie kein wesentliches Material zur Bildung einzelner Organe oder Organtheile liefern. Aus den Descendenten der Micromeren entsteht die Epidermis des Annelids und ein embryonales Gebilde, nämlich das präorale Wimperorgan.

Schicksal der Encephaloblasten und ihrer Descendenten. Die 4 Encephaloblasten bleiben an ihrer Ursprungsstelle am oberen Pol liegen und erhalten sich, während die übrigen Micromeren sich durch Theilung vermehren, längere Zeit in Größe und Aussehen unverändert. Sie liegen als 4 große Zellen in der Mitte der ectodermalen Zellenmasse, welche aus den Descendenten der Micromeren gebildet, kappenförmig den oberen Theil der Macromeren bedeckt (Fig. 8). Zur Zeit, wenn ungefähr 8 Descendenten der Somatoblasten vorhanden sind, rücken zuerst die 4 Encephaloblasten radiär aus einander (Fig. 9), und zwar kommt das so zu Stande, dass sich Ectodermzellen zwischen sie drängen; die letzteren theilen sich und zerfallen in 8 Zellen, welche die Stelle der verdrängten Encephaloblasten im Centrum der oberen Polfläche einnehmen. Hierauf theilen sich auch die Encephaloblasten: jede zerfällt in 2 nicht ganz gleich große Zellen, die sich jederseits halbmondförmig um das Centrum des oberen Pols gruppiren (Fig. 10). Alsdann theilen sich die Zellen schnell hinter einander und ihre Descendenten ordnen sich immer in einer charakteristischen Form an: auf der oberen Polfläche liegen zu beiden Seiten der Medianebene 2 größere Zellen (Fig. 11); an diese reihen sich symmetrisch mehr oder weniger zu einem Hufeisen die übrigen etwas kleineren Descendenten der Encephaloblasten an (Fig. 11). Diese Zellen sondern sich scharf von den übrigen Ectodermzellen, den Descendenten der

Digitized by Google

Micromeren: sie sind charakterisirt durch einen großen Kern, die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar, der Dickendurchmesser erscheint auf Schnitten größer als derjenige der flachen Ectodermzellen, der Abkömmlinge der Micromeren. Die Zellen vermehren sich schnell durch Theilung und werden nach und nach kleiner und flacher. Anfangs behalten sie in ihrer Anordnung die hufeisenförmige Gestalt bei (Fig. 12), alsdann aber breiten sie sich mehr nach den Seiten hin aus und bilden einen Zellhaufen, der mehr in Form eines halbmondförmigen Schildes auf der oberen Polfläche liegt; der convexe Rand des Schildes ist der künftigen Ventralfläche zugewendet (Fig. 13). Dieser Haufen besteht aus kleinen Zellen, deren Kerne dicht gedrängt liegen, während die Zelleontouren nicht mehr erkennbar sind; auf Schnitten sieht man jedoch deutlich, dass diese Descendenten der Encephaloblasten einen dickeren Durchmesser als die gewöhnlichen Ectodermzellen, die Descendenten der Micromeren, haben. Wenn die Epibolie vollendet und der Blastoporus gebildet ist, haben sich die Descendenten der Encephaloblasten von der oberen Polfläche etwas mehr gegen die Äquatorialebene hin ausgebreitet; beginnt sich dann von der unteren Polfläche aus die Rumpfanlage auf der Ventralfläche zu bilden, so ordnen sie sich von der oberen Polfläche aus symmetrisch zu beiden Seiten der Ventralfurchen an und bilden die Anlage der Kopflappen, die mit fortschreitender Entwicklung bald ihre charakteristische zweilappige Form annehmen.

Schicksal der Somatoblasten und ihrer Deseendenten. Die beiden Somatoblasten entstehen, wie wir bereits bei der Beschreibung der Furchung gesehen haben, aus der größten Macromere *A*; sie schnüren sich kurz hinter einander von derselben ab und erscheinen als 2 große runde Zellen, jede ungefähr von der 3fachen Größe einer Micromere. Unmittelbar nach ihrem Entstehen liegen sie auf der oberen Polfläche auf der großen Macromere *A* dicht neben einander und grenzen an 2 Encephaloblasten. Nach dem Entstehen des Somatoblasts II vermehren sich die Micromeren schnell durch Theilung; einige dieser neuentstandenen Deseendenten der Micromeren schieben sich zwischen die Somatoblasten einerseits und die angrenzenden Encephaloblasten andererseits. In Folge dessen werden die beiden Somatoblasten von ihrer Ursprungsstelle verdrängt: Somatoblast I rückt mehr nach unten und rechts, so dass er zum Theil auf die angrenzende Macromere *B* zu liegen kommt, während II nur nach unten gegen die Äquatorialebene hin verschoben wird. Beide Somatoblasten sind somit von der oberen Polfläche gegen die

Digitized by Google

Äquatorialebene hin verdrängt und liegen nun nicht mehr neben einander, sondern schräg unter einander auf der großen Macromere *A*, und Somatoblast I noch zum Theil auf der angrenzenden Macromere *B*. In den Somatoblasten treten nun zu gleicher Zeit die bekannten mitotischen Theilungserscheinungen auf, und beide theilen sich, in einer der Längsachse des Eies entsprechenden Richtung, in je 2 gleich große Zellen. Nach der Theilung liegen die beiden oberen Zellen, die Descendenten des Somatoblasts I, symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene, während die beiden unteren, die Descendenten von II, diese Anordnung nicht zeigen, sondern etwas mehr auf die linke Seite hin verschoben sind (Fig. 14). Die Kerne der 2 oberen Zellen liegen etwa in der Höhe der Äquatorialebene des Eies.

Während sich der Theilungsprocess in den beiden Somatoblasten abspielt, werden dieselben von den Descendenten der Micromeren überwachsen (Fig. 14). Es ist nicht leicht, sich von dieser Thatsache zu überzeugen, weil die letzteren so flach sind, dass sie auf Schnitten nur schwer wahrnehmbar sind. Erst bei starker Vergrößerung (Zeiss *F*) erkennt man dicht unter der Dotterhaut auf den Descendenten der Somatoblasten eine feine Protoplasmaschicht, die sich jedoch so wenig von der darunter liegenden Zelle abgrenzt, dass man aus diesem Befunde allein nicht geneigt sein würde, ohne Weiteres auf das Vorhandensein einer besonderen Zellschicht zu schließen. Nur auf Oberflächenbildern sehr distinct gefärbter Embryonen kann man durch wechselnde Einstellung die Kerne der flachen Ectodermzellen über den Descendenten der Somatoblasten erkennen und sich davon überzeugen, dass thatsächlich die Somatoblasten von den Descendenten der Micromeren überwachsen werden.

Nun beginnen sich die Descendenten der Somatoblasten durch Theilung, verbunden mit einer Art Zellknospung, zu vermehren, und zwar findet dies in folgender Weise statt: die beiden oberen Zellen, Abkömmlinge von Somatoblast I, theilen sich erst in der Längsachse, dann jede Zelle in der Querachse, so dass 2 Querreihen von je 4 Zellen entstehen. Die Zellen der unteren Reihe theilen sich hierauf abermals in der Querachse, während gleichzeitig von den Zellen der oberen sich auf beiden Seiten kleine Zellen abschnüren. So haben sich beispielsweise auf dieser Entwicklungsstufe, die auf Fig. 15 abgebildet ist, die Descendenten von Somatoblast I in 3 Querreihen von Zellen aufgelöst; jede Reihe besteht aus 4—5 Zellen, und diese sind in der oberen Reihe etwas größer als in der unteren und liegen unmittelbar unterhalb der Äquatorialebene des Eies.

Digitized by Google

Während dieses Processes lösen sich auch die Descendenten von Somatoblast II durch Theilung in eine Anzahl von Zellen auf. Zuerst theilen sie sich ebenfalls in der Längsachse, gleich darauf in der Querachse; die Zellen der unteren Reihe haben aber die Tendenz, durch Quertheilung sich schnell zu vermehren und im Gegensatz zu denjenigen der oberen Zellreihen auch schnell zu verkleinern. So sehen wir auf diesem Stadium (Fig. 15) die Descendenten des Somatoblasts II in 3 Querreihen von Zellen aufgelöst; in der Richtung zum unteren Pol werden die Zellen progressiv kleiner.

Das Resultat dieser Theilung ist, um es kurz zusammenzufassen, folgendes: Somatoblast I theilt sich in eine Anzahl von Zellen, die in 3 Querreihen angeordnet sind; diese Zellen seien hier als obere Urzellen des Rumpfes bezeichnet (Fig. 15). Somatoblast II löst sich ebenfalls in 3 Querreihen von Zellen auf, von denen die Zellen der oberen Reihe als Myoblasten, die zwei unteren Querreihen als untere Urzellen des Rumpfes bezeichnet werden mögen (Fig. 15).

Auf den nächstfolgenden Stadien findet eine lebhafte Theilung in den oberen Urzellen statt. Die Zellen theilen sich in der Längs- und Querrichtung, rücken mehr auf die untere Polfläche, drängen sich gegen die Myoblasten, so dass letztere unter die unteren Urzellen geschoben und von den oberen Urzellen überwachsen werden. Die so in die Tiefe gedrängten Myoblasten bilden die Anlage der Muskelplatten respective des »Mesoderms« der Autoren (Fig. 17). Das Hineinrücken der Myoblasten findet kurz vor Beendung der Epibolie statt und mag zum Theil auch darauf beruhen, dass sie an der Oberfläche nicht mehr Platz finden und so unter die vor ihnen liegenden Zellen geschoben werden. Die Zahl der Myoblasten beträgt beim Hineinrücken gewöhnlich 6, doch zählt man hier und da nur 5, von denen die eine noch in Theilung begriffen ist.

Was die Abstammung der Zellen betrifft, welche die Anlage der Muskelplatten bilden, so kann es hier wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie Theilungsproducte des Somatoblasts II, also ectodermalen Ursprungs sind; Somatoblast II kann man jedoch nicht etwa als eine »Urmesoblastzelle« betrachten, weil, wie wir oben gesehen haben, aus demselben außer den Myoblasten noch die unteren Urzellen des Rumpfes entstehen, die im Verbande der Ectodermzellen bleiben und als Elemente des äußeren Keimblattes zu betrachten sind. Jedoch abgesehen davon, dass die Entstehung der Myoblasten aus Somatoblast II sich verfolgen lässt und

Digitized by Google

die Loslösung dieser Zellen aus dem Verbande der Descendenten beider Somatoblasten deutlich (besonders auf Schnitten) zu erkennen ist, so können die Myoblasten gar nicht etwa vom Entoderm abstammen, denn während der Entstehung der Myoblasten theilen sich die 4 Urentodermzellen überhaupt noch nicht und verhalten sich die Kerne derselben noch vollkommen passiv.

Nach dem Eindringen der Myoblasten rücken die Descendenten der oberen Urzellen vollständig auf die untere Polfläche und bilden gemeinsam mit den Descendenten der unteren Urzellen eine Zellenmasse, deren Elemente durch fortgesetzte Theilung sich schnell vermehren, gegen die beiden Längsfurchen der unteren Polfläche vorrücken und, nach Beendung der Epibolie, die hintere Hälfte der unteren Polfläche bedecken.

Die Anordnung dieser Zellen scheint in so fern willkürlich zu sein, als bestimmte Reihen, sei es in der Längs-, sei es in der Querrichtung, nicht mehr zu erkennen sind. Die oberen sowohl als auch die unteren Urzellen des Rumpfes produciren nicht etwa nach Art der Teloblasten durch Knospung Zellreihen in irgend welcher Richtung, sondern lösen sich durch Theilung in eine große Anzahl von Zellen auf, ohne jedoch nach Art der Scheitelzellen ihre ursprüngliche Größe und Gestalt nach wiederholter Theilung beizubehalten (Taf. 7 Fig. 24).

Welche Bedeutung haben nun die Descendenten der beiden Somatoblasten für den Aufbau des Körpers? Wie schon bei der Furchung kurz erwähnt wurde, entsteht der Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes und der Epidermis, aus ihnen, und es fragt sich nun, ob sie beim Aufbau des Rumpfes etwa dieselbe Rolle wie die Teloblasten in der Entwicklung der Hirudineen und Oligochaeten spielen.

Nereis Dumerilii nimmt bezüglich ihrer Entwicklung unter den Polychaeten in so fern eine exceptionelle Stellung ein, als eine freischwimmende Trochophora fehlt und die Entwicklung eine directe ist. In Folge der abgekürzten Entwicklung finden sich in den ersten Stadien nur wenig Anklänge an den bisher bekannten Typus der Polychaetenentwicklung, hingegen lässt die frühzeitige Differenzirung und der bedeutende Größenunterschied zwischen den Zellen des Ectoderms einen Vergleich mit analogen Verhältnissen, wie sie sich bei den Hirudineen und Oligochaeten finden, wohl zu.

Bei *Clepsine* zerfällt nach WHITMAN[1] die größte Furchungskugel

[1] C. O. WHITMAN, The Embryology of *Clepsine*. in: Q. Journ. Micr. Sc.

Digitized by Google

in 2 Blastomeren, die er als »primären Neuroblast« und »primären Mesoblast« bezeichnet. Aus dem primären Neuroblast entstehen durch Theilung 8 oberflächliche Neuroblasten, aus dem primären Mesoblast 2 tiefer liegende Mesoblasten. Diese 10 Urzellen liegen am Hinterende des Embryos zu 5 auf jeder Seite und bilden durch fortgesetzte Theilung nach vorn neue Zellen, so dass 10 Zellreihen entstehen, welche zusammen die Anlage des Rumpfes bilden. Nach WHITMAN entwickelt sich aus den der ventralen Medianlinie am nächsten liegenden 4 Zellreihen die Bauchkette, aus den 4 mittleren Zellreihen die Nephridien und aus den beiden äußeren Reihen das Muskelgewebe; die tieferen Zellreihen, welche von den beiden Mesoblasten abstammen, liefern das Material für das Mesoderm.

Neuere Untersuchungen haben diese Angaben WHITMAN's für *Clepsine* bestätigt[1] und auch den Nachweis geliefert, dass dieselbe Entstehung und Zusammensetzung des »Keimstreifens« auch bei *Nephelis*, *Aulostoma gulo*[2] und anderen Hirudineen zu finden ist. Jedoch nicht immer liegen die Verhältnisse so klar wie bei *Clepsine*; so konnte beispielsweise R. S. BERGH bei *Aulostoma gulo* wohl nachweisen, dass der »Keimstreifen« jederseits sich aus 5 Zellreihen zusammensetzt, welche von eben so viel Urzellen abstammten; was jedoch aus jeder dieser Zellreihen entsteht, war ihm nicht möglich festzustellen.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Clepsine* hat WILSON[3] auch bei Oligochaeten entdeckt. Auch hier finden sich Urzellen und Zellreihen, welche dieselbe Bedeutung haben, wie bei den Hirudineen. Obgleich neuerdings die Teloblasten für die Oligochaeten von VEJDOVSKY[4] geleugnet werden, so kann man wohl kaum noch die Richtigkeit der Angaben WILSON's in dieser Hinsicht bezweifeln, da R. S. BERGH[5] nicht nur ihr Vorhandensein bei den Lumbriciden

(2) Vol. 18. 1878. — A contribution to the history of the Germ-layers in *Clepsine*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 1. 1887.

[1] R. S. BERGH, Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsinen und der Kieferegel. in: Z. Anzeiger 9. Jahrg. 1886 N. 216.

[2] R. S. BERGH, Die Metamorphosen von *Aulostoma gulo*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd. 1885. — Über die Metamorphose von *Nephelis*. in: Zeit. Wiss. Z. 41. Bd. 1884. — St. APÁTHY in: Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889 N. 19.

[3] E. B. WILSON, The Embryology of the Earthworm. in: Journ. Morph. Boston Vol. 3 1889.

[4] F. VEJDOVSKY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1890. 2. Heft.

[5] R. S. BERGH, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890.

Digitized by Google

bestätigt, sondern auch durch höchst interessante Angaben über die Bedeutung der Urzellen und ihrer Zellreihen unsere Kenntnis wesentlich gefördert hat.

Das Charakteristische der Teloblasten ist, dass sie als große Scheitelzellen durch eine Art Zellknospung kleinere Zellen nach vorn abgeben und dadurch Zellreihen bilden, aus denen die embryonale Rumpfanlage (Keimstreifen) sich zusammensetzt. Über die Bedeutung der einzelnen Zellreihen gehen die Ansichten der verschiedenen Autoren aus einander, jedoch kann man im Allgemeinen sagen, dass jede Zellreihe oder mehrere zusammen die Anlage für bestimmte Organe bilden.

Wenden wir uns nun zur Beantwortung der oben gestellten Frage: lassen sich die Deseendenten der beiden Somatoblasten, die als obere Urzellen, Myoblasten und untere Urzellen bezeichnet wurden, mit den Teloblasten der Hirudineen vergleichen, so muss die Frage im gewissen Sinne verneint werden. Die Deseendenten der Somatoblasten bilden nicht nach Art der Teloblasten durch Knospung Zellreihen, welche den »Keimstreifen« zusammensetzen und als Anlage bestimmter Organe zu betrachten sind, sondern sie lösen sich durch Theilung in eine große Anzahl von kleinen Zellen auf, welche mit Beendigung der Epibolie eine scharf abgegrenzte Zellenmasse bilden, aus welcher durch nachträgliche Sonderung, Differenzirung, Wachsthum und Verschiebung der Theile die ventrale Rumpfanlage (»Keimstreifen«) hervorgeht. Um also den Gegensatz zusammenzufassen: bei *Clepsine* entstehen aus den Urzellen Zellreihen, welche den »Keimstreifen« zusammensetzen und als Anlage für bestimmte Organe anzusehen sind, bei *Nereis* entstehen aus den Urzellen keineswegs direct primäre Anlagen für bestimmte Organe in Form von Zellreihen, sondern zunächst nur eine Zellenmasse, aus der sich nachträglich der »Keimstreifen« bildet und sich die Organe differenziren. Möglicherweise haben die Urzellen bei *Nereis* dieselbe Bedeutung wie bei *Clepsine*; da sie aber schnell ihre ursprüngliche Größe und Gestalt verlieren und ihre Deseendenten nicht in bestimmten Reihen angeordnet sind, so kann man hier nicht von Neural- und Nephridialreihen, von Neuroblast und Nephroblast wie bei *Clepsine* reden.

Wie bei *Clepsine*, so entstehen bei *Nereis* die beiden Somatoblasten aus der größten Macromere und liefern das Material zum Aufbau des Rumpfes mit Ausnahme des Mitteldarmes und der Epidermis; jedoch kann man Somatoblast II nicht mit dem primären Mesoblast vergleichen, weil aus ersterem außer den 6 Myoblasten

Digitized by Google

noch die unteren Urzellen entstehen, die im Verbande des Ectoderms verbleiben und Elemente des äußeren Keimblattes bilden, während bei *Clepsine* aus dem primären Mesoblast nur das »Mesoderm« entsteht. Die Rumpfanlage ist bei *Nereis* eben so wie bei den Hirudineen und Anneliden überhaupt eine einheitliche: sie lässt sich auf 2 Zellen, die beiden Somatoblasten, zurückführen, die wohl ohne Zweifel dem Ectoderm angehören.

Auch hier ist somit ein Beweis dafür geliefert, dass das sogenannte mittlere Keimblatt bei den Anneliden ectodermalen Ursprungs ist.

Für die Entstehung des Kopfes lässt sich der Vergleich mit den Hirudineen weiterführen. Nach R. S. Bergh[1] haben bei *Aulostoma gulo* Kopf und Rumpf zwei vollkommen getrennte Anlagen, die er als Rumpfkeime und Kopfkeime bezeichnet; letztere liegen vor dem Schlundkopf und bestehen »aus zwei seitlichen, in der Mitte mit einander vereinigten Zellenmassen«. Bei *Nereis Dumerilii* finden sich ganz analoge Verhältnisse: auch hier giebt es für Kopf und Rumpf zwei getrennte Anlagen, jedoch lassen sich die 4 Encephaloblasten und ihre Descendenten nicht mit Kopfkeimen identificiren, weil aus ersteren sich nur Gehirn und Sinnesorgane des Kopfes entwickeln, während nach R. S. Bergh bei *Aulostoma gulo* und *Nephelis* sämmtliche ectodermalen und »mesodermalen« Theile des Kopfes aus den Kopfkeimen hervorgehen. Die Muskeln des Kopfes entstehen bei *Nereis* durch das Hineinwachsen der Rumpfmuskeln in den Kopf.

Ich hatte meine Untersuchungen über die Keimblätter bei *Nereis Dumerilii* schon lange abgeschlossen, als Ende December 1890 eine vorläufige Mittheilung von Wilson über die Entstehung der Mesoblastbänder bei den Anneliden erschien[2]. In dieser Abhandlung theilt Wilson auch einige Beobachtungen über die Furchung der Eier von *Nereis limbata* Ehlers und *N. megalops* Verrill mit. So viel ich aus der kurzen vorläufigen Mittheilung ersehen kann, scheint in vielen nicht unwesentlichen Punkten die Furchung und Keimblätterbildung bei den amerikanischen Arten mit derjenigen bei *N. Dumerilii* nicht übereinzustimmen.

Nach Wilson zerfällt das Ei durch 2 meridionale Furchen in 4 Blastomeren, von denen die eine größer ist als die 3 anderen.

[1] R. S. Bergh, Die Metamorphosen von *Aulostoma gulo*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd. 1885.

[2] E. B. Wilson, The Origin of the Mesoblast-Bands in Annelids. in: Journ. Morph. Boston Vol. 4. 1890.

Digitized by Google

Durch eine äquatoriale Furchung schnüren sich alsdann 4 Micromeren ab, die im Gegensatz zu den Encephaloblasten bei *N. Dumerilii* sich sofort theilen. Über die Entstehung des Kopfganglions wird überhaupt Nichts gesagt, so dass nicht zu ersehen ist, ob die 4 zuerst entstandenen Micromeren eine ähnliche Bedeutung wie die Encephaloblasten bei *N. Dumerilii* haben.

Außer diesen 4 Micromeren schnüren sich nur noch 3 Micromeren ab (bei meiner Species 6), und ferner entstehen aus der größten Blastomere 2 große charakteristische Zellen, welche von Wilson als Proteloblasten (= Somatoblasten bei *N. Dumerilii*) bezeichnet werden, und zwar die zuerst entstandene Zelle als Proteloblast *X* (= Somatoblast I) und die zweite als Proteloblast *Y* (= Somatoblast II). Bei *N. Dumerilii* liegen die beiden Somatoblasten unmittelbar nach ihrem Entstehen neben einander und erst später rückt II tiefer als I, so dass beide schräg unter einander zu liegen kommen. Nach Wilson befindet sich Proteloblast *Y* von Anfang an nicht neben *X*, sondern zwischen der größten Macromere *A* und dem *X*, »anterior ventral and somewhat to the left hand of the latter«. Über das Schicksal dieser Zellen sagt er pag. 210 Folgendes: »From these two cells the entire ventral plate arises, its anterior cells from *Y*, its posterior cells from *X*. From *Y* arise the mesoblast-bands, from *X* the neural plates, the seta-sacs, and other structures still undetermined.«

Proteloblast *Y* theilt sich in 2 gleich große Zellen, die als »primärer Mesoblast« bezeichnet werden, Proteloblast *X* zerfällt ebenfalls in 2 gleich große Zellen; durch fortgesetzte Theilung entstehen somit 3 Querreihen, die beiden oberen sind Descendenten von *X*, die untere von *Y*. Diese Zellen sollen die Ventralplatte bilden. Auf der folgenden Stufe werden die 4 *Y*-Zellen von den sich schräg theilenden *X*-Zellen in das Innere gedrängt. Jene sind die Anlage des Mesoderms.

Was das weitere Schicksal der *X*-Zellen betrifft, so sind mir die Angaben Wilson's darüber, vielleicht aus Mangel an Abbildungen, leider nicht ganz verständlich; es bleibt mir daher nur übrig, seine Schilderung (pag. 213) hier wörtlich wiederzugeben: »Increasing rapidly in number, both by their own divisions and by the addition of cells formed from the four posterior teloblasts, they give rise to a broad, bilobed plate, consisting throughout of a single layer of granular cells, and occupying the greater part of the lower half of the embryo. The prototroch is developed from a series of micromeres, at first single, that encircles the equatorial belt of the

Digitized by Google

embryo, and lies immediately behind the four posterior teloblasts. The latter persist for a considerable period, but ultimately disappear. The two outer ones first break up into smaller cells, and as this takes place, the remaining two separate from each other along the median line. Thus the ventral plate becomes bilobed behind, with a *V*-shaped area between the two lobes, and a single teloblast at the tip of each. This teloblast remains until each half of the ventral plate contains fifty or more cells, still lying quite at the surface. Ultimately it disappears and the proctodæum is formed in the anterior part of the *V*-shaped area. At a still later period the ventral plate thickens, becoming several layers deep on each side the median line, and gives rise to the neural plates and the seta-sacs.«

Wilson gelangt zum Schluss, dass Proteloblast *X* bei *N. limbata* homolog dem Neuronephroblast, Proteloblast *Y* homolog dem primären Mesoblast bei *Clepsine* sei. Bei *Clepsine* entstehen 8, bei *N. limbata* hingegen sollen nur 4 Teloblasten entstehen, aus denen die ventrale Körperwand mit Ausnahme der Mesoblastbänder sich aufbaut.

Da in nächster Zeit das Erscheinen der ausführlichen Arbeit Wilson's bevorsteht und in der vorläufigen Mittheilung das Verhalten und weitere Schicksal der 4 »Teloblasten« zu kurz und wie es mir scheint in einer nicht ganz verständlichen Weise besprochen wird, so verzichte ich vorläufig auf einen eingehenden Vergleich zwischen Wilson's und meinen Angaben, und behalte es mir vor, im zweiten Theil dieser Arbeit darauf näher zu sprechen zu kommen.

Salensky[1] hat in seinen entwicklungsgeschichtlichen Studien auch einige Mittheilungen über die Entwicklung von *Nereis cultrifera* gemacht, welche leider aus Mangel an Material sehr unvollständig geblieben sind. Diese Species legt die Eier in Gallerthaufen ab, und einen solchen erhielt Salensky einmal durch Zufall.

Die ersten Furchungsstadien sind von ihm nicht beobachtet worden, die jüngsten Eier waren schon in 4 Macromeren und eine Anzahl von Micromeren getheilt. Unter den Micromeren unterscheidet sich eine von den übrigen durch ihre Größe; es soll eine Urmesoblastzelle sein. Jene vermehren sich durch Theilung, die Urmesoblastzelle dagegen bleibt längere Zeit ungetheilt, schließlich theilt sie sich in einer der Längsachse des Eies entsprechenden Richtung. Nach 48 Stunden ist die Epibolie vollendet und sind die 4 Macromeren von den Micromeren umwachsen. Das Ectoderm hat in seinem

[1] W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. in: Arch. Biol. Tome 3. 1882.

Digitized by Google

ganzen Umfang nicht die gleiche Dicke: »Il est plus mince à l'endroit où l'épibolie a débuté et qui correspond à la future face dorsale de l'embryon que du côté prostomial opposé au premier et qui, dans la suite, se transforme en la face ventrale.« An der Ventralseite bilden sich 2 »Prostomialwülste«, welche eine Prostomialeinsenkung begrenzen. Am Rande der letzteren liegen ganz oberflächlich 2 große Zellen, welche allem Anschein nach vom Ectoderm abstammen und sehr an die von GOETTE[1] beschriebenen Urmesoblastzellen bei *Heteronereis Dumerilii* erinnern sollen. SALENSKY hält sie ebenfalls für Urmesoblastzellen; er hat zwar ihre Abstammung nicht beobachtet, glaubt aber, sie rühren vom Ectoderm her. Der Blastoporus persistirt in Gestalt einer kleinen Öffnung, soll aber weder in den Mund noch in den After übergehen. Die Prostomialwülste verschwinden bald nach ihrem Auftreten, und aus ihnen sollen dann die 2 Mesodermstreifen entstehen. Die Anlage der Scheitelplatte tritt als Verdickung des Ectoderms erst am 4. Tage auf.

Entstehung des Entoderms (Tafel 6).

Das innere Keimblatt zeigt im Gegensatz zum äußeren eine sehr langsam fortschreitende Entwicklung. Zur Zeit, wenn die Bildung der Micromeren und Somatoblasten aufgehört hat, bestehen die 4 Macromeren aus Nahrungsdotter und feinkörnigem Protoplasma, welches Anfangs noch zwischen den gelben Dotterkugeln vertheilt liegt, allmählich aber sich mehr und mehr an der unteren Fläche der 4 Macromeren als eine feine Schicht anzusammeln beginnt, welche mit fortschreitender Epibolie von den Ectodermzellen mehr gegen den unteren Pol gedrängt wird. Die vier großen Kerne liegen im Innern der Macromeren, rücken aber später an die Oberfläche des unteren Pols. Kurz bevor die Epibolie vollendet ist, hat sich das Protoplasma der Urentodermzellen von den Dottermassen geschieden und an den Spitzen der Macromeren am vegetativen Pol als 4 große Protoplasmaanhäufungen mit je einem großen Kern angesammelt. Dies sind die 4 Urentodermzellen. Nach innen gegen den Dotter sind sie nicht scharf abgegrenzt. Bei beginnender

[1] A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882. p. 84. Um ein Missverständnis zu verhüten, sei hier bemerkt, dass GOETTE nicht die Eier von *Nereis Dumerilii*, sondern von *Heteronereis Dumerilii*, und zwar von der pelagisch auftretenden Form untersucht hat.

Digitized by Google

Überwachsung durch das Ectoderm, also kurz vor Beendung der Epibolie, tritt ziemlich gleichzeitig in den 4 Urentodermkernen eine auffallende Veränderung ein: sie verlieren ihre runde Gestalt und nehmen eine eigenthümlich maulbeerartige Form an (Fig. 16). Auf Schnitten tritt dies noch deutlicher hervor: sie sind mehr langgestreckt, halbmondförmig geworden und lassen deutlich mehrere Einschnürungen erkennen, oft an einem Ende schon eine vollendete Abschnürung eines kleinen Kernes (Fig. 19, 20).

Sind die Entodermzellen vom Ectoderm vollständig überwachsen und ist die Epibolie vollendet, so haben sich die 4 Kerne in der oben beschriebenen Weise durch Abschnürung in mehrere kleine Kerne aufgelöst. Die kleinen Kerne liegen im Protoplasma zerstreut, ohne dass sie durch Zellgrenzen von einander getrennt sind (Fig. 19).

Ob hier eine directe Kerntheilung vorliegt, vermag ich mit Bestimmtheit nicht zu entscheiden. Im Allgemeinen verhält man sich sehr misstrauisch gegen Beobachtungen über directe Kerntheilung, und von Vielen wird das Vorkommen amitotischer Theilung überhaupt geleugnet. Wie dem aber auch sein mag, sowohl auf Schnitten als auch an Oberflächenbildern habe ich die Theilung der 4 Urentodermkerne an einer großen Anzahl von Präparaten untersucht, und es ist mir auch nicht ein einziges Mal gelungen, Mitosen dabei zu erkennen; dagegen Bilder der directen Kerntheilung, wie oben beschrieben, kleine Kerne, die sich von den großen eingeschnürten Kernen ablösten, bekam ich häufig zu Gesicht.

Ausdrücklich will ich jedoch bemerken, dass diese amitotische Theilung nur in den 4 Urentodermzellen zu beobachten ist, während die dabei entstandenen kleinen Kerne sich nur mitotisch vermehren.

Es kommt jedoch auch hie und da vor, dass von einem in Theilung begriffenen Urentodermkerne ein kleines Kernstück, mit einer Einschnürung versehen, sich ablöst, ins Protoplasma wandert und dann erst in 2 Kerne zerfällt (Fig. 17); in der Regel aber theilen sich die neu entstandenen kleinen Kerne respective ihre Zellen nur mitotisch und zeigen in deutlicher Weise die bekannten Theilungsfiguren.

Eine ganz ähnliche Theilung der Entodermkerne hat Spengel[1] bei *Bonellia* beschrieben, und seine Abbildung (Taf. 11 Fig. 7) eines

[1] J. W. Spengel, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879.

Digitized by Google

solchen in directer Theilung begriffenen Kernes stimmt durchaus mit meinen Beobachtungen überein.

Das Protoplasma der Urentodermzelle zeigt in den Präparaten ein streifiges, faseriges Aussehen und unterscheidet sich wesentlich von dem der Ectodermzellen.

Die kleinen neu entstandenen Entodermkerne liegen zunächst in dem streifigen Protoplasma, ohne durch sichtbare Zellcontouren getrennt zu sein (Fig. 19). Nach und nach entfernen sie sich mehr von einander und deutliche Zellgrenzen treten zwischen ihnen auf. Nun beginnen die Zellen ihre Wanderung; sie rücken vom Blastoporus gleich amöboiden Zellen auf dem Nahrungsdotter längs den Theilungsfurchen und dringen an ihnen entlang zwischen die Macromeren (Fig. 22).

Bei der Wanderung haben sie einen verhältnismäßig großen ovalen, gestreckten Kern; das Protoplasma ist fein gestreift, körnig und sendet verästelte pseudopodienartige Fortsätze zwischen die Dotterkugeln (Fig. 21). Mit fortschreitender Entwicklung sammeln sie sich mehr und mehr in den 4 Theilungsfurchen an (Fig. 22) und bilden schließlich eine zusammenhängende Zelllage.

Auf die Histogenese des Darmes kann ich hier nicht näher eingehen, nur so viel will ich bemerken, dass das Darmlumen, wie Salensky für *Nereis cultrifera* angiebt, in der Längsachse zwischen den Macromeren entsteht (Fig. 23).

Außer den oben beschriebenen, in den Theilungsfurchen wandernden Entodermzellen findet man auch hie und da in den Dottermassen Kerne, die auch oft Theilungsfiguren zeigen. Welche Bedeutung diese Kerne haben, ist mir unbekannt.

Die Entstehung der äusseren Körperform des Annelids (Taf. 7).

Nach Beendigung der Epibolie lassen sich im Ektoderm drei verschiedene Arten von Zellen erkennen, die sich wesentlich von einander unterscheiden.

Auf der oberen Polfläche, jedoch nicht am Scheitelpol, sondern etwas mehr gegen die ventrale Fläche hin verschoben, liegen die Descendenten der 4 Encephaloblasten, dicht gedrängt in einer einschichtigen Zelllage, in Form eines halbmondförmigen Schildes symmetrisch zu beiden Seiten der Ventralfurche, welche der Medianlinie des Embryos entspricht. Es ist dies die Anlage der Kopflappen (Fig. 24).

Digitized by Google

Die hintere Hälfte der unteren Polfläche wird von den Descendenten der beiden Somatoblasten bedeckt (Fig. 25).

Wie schon oben pag. 57 erwähnt, hat sich durch das Eindringen der 6 Myoblasten die ursprünglich einschichtige Zellplatte der Descendenten der Somatoblasten in eine äußere und innere Lage getrennt. Die äußere Schicht besteht aus den Descendenten der oberen und unteren Urzellen; sie erstreckt sich vom Blastoporus und den beiden Lateralfurchen dorsalwärts bis zum Rande der unteren Polfläche. Die innere Schicht wird von den Descendenten der 6 Myoblasten gebildet, welche sich unmittelbar nach dem Eindringen durch Theilung schnell vermehren und halbkreisförmig um die hintere Blastoporuslippe zwischen der äußeren Schicht und dem Entoderm anordnen.

Aus der inneren Schicht entwickelt sich direct nur das gesammte Muskelgewebe des Annelids, daher bezeichne ich sie hier als Muskelplatten. Aus der äußeren Schicht, welche aus den Descendenten der Urzellen gebildet wird, entwickeln sich sämmtliche ectodermalen Gebilde, wie Bauchstrang, Borstensäcke, Mund, Vorderdarm, Enddarm etc. Wenn im folgenden Abschnitt kurzweg vom Ectoderm oder ectodermalen Zellen gesprochen wird, so sind damit stets die Descendenten der Urzellen gemeint, welche hier die Bedeutung des äußeren Keimblattes haben.

Die Descendenten der 6 Micromeren sind überaus flache Zellen, welche die übrigen Stellen der Macromeren bedecken; ihr ferneres Verhalten ist in so fern eigenthümlich, als sie sich am Aufbau der Organe, wie es scheint, nicht betheiligen; aus denselben bildet sich, abgesehen von einem larvalen Gebilde, dem Prototroch, nur die Epidermis, ich werde sie daher Epidermiszellen nennen.

Der Blastoporus persistirt kurze Zeit in Form einer kleinen ovalen Öffnung am unteren Pol an der Kreuzungsstelle der Theilungsfurchen. Rings um ihn und längs den Lateralfurchen beginnen sich die Descendenten der Urzellen dichter anzusammeln; gleichzeitig rücken sie über die Lateralfurchen auf die vordere Hälfte der unteren Polfläche und verdrängen die dort lagernden Epidermiszellen (Fig. 26). Die Muskelplatten verlängern sich ebenfalls seitlich, wachsen alsdann jederseits von den Lateralfurchen unter den Descendenten der Urzellen in zwei halbkreisförmigen Streifen auf die vordere Hälfte der unteren Polfläche und liegen in symmetrischer Anordnung zu beiden Seiten der Ventralfurche (Fig. 27).

Während sich diese Vorgänge in den Muskelplatten abspielen, kommt eine Differenzirung des Ectoderms in dem Raum zwischen

Digitized by Google

den beiden halbkreisförmigen Muskelstreifen zum Vorschein: ein Theil der Descendenten der Urzellen, welche vom Blastoporus längs der Ventralfurche auf die vordere Hälfte der unteren Polfläche gewandert sind, ordnen sich in Form eines Dreiecks zu beiden Seiten der Ventralfurche; die Spitze des Dreiecks liegt dicht oberhalb des Blastoporus, während die Basis sich zwischen den Enden der halbkreisförmigen Muskelstreifen ausbreitet (Fig. 27). Eine lebhafte Theilung bemerkt man in diesen Zellen, besonders an der Basis des Dreiecks: man sieht Kernspindeln und stark angeschwollene Kerne. So vermehren sich diese Zellen; die Basis des Dreiecks krümmt sich bogenartig, gleichzeitig verschiebt sich die Spitze des Dreiecks gegen die Basis hin, so dass nunmehr diese Zellen nahezu kreisförmig zwischen den Enden der Muskelstreifen angeordnet sind. Es ist dies die Anlage des Schlundes (Fig. 28, 29).

Während sich die Zellen auf der Oberfläche zu dem Dreieck gruppiren, senkt sich zugleich ein Theil des Ectoderms ein: gleich oberhalb des Blastoporus an der Spitze des Dreiecks drängt sich erst eine Zelle in die Ventralfurche, ihr folgen dann noch einige nach, die sich durch Theilung vermehren. So entsteht eine zapfenförmige Ectodermwucherung; sie rückt vom Blastoporus weg und verschiebt sich längs der Ventralfurche, sowie in derselben gegen die Basis des Dreiecks nach oben; wenn sie dann etwa bis zur Mitte des erwähnten Zellkreises zwischen den Enden der Muskelstreifen vorgerückt ist, so zieht sich das Ectoderm um die Öffnung zusammen, senkt sich in dieselbe ein, und es entsteht die nahezu runde, grubenförmig erweiterte Anlage des Schlundes (Fig. 30).

Die Veränderungen der äußeren Form der ventralen Rumpfanlage sind während der Bildung der Schlundanlage und in den folgenden Stadien hauptsächlich durch ein allgemeines Wachsthum charakterisirt, welches überwiegend in die Länge geschieht: die Schlundanlage, der höchste Theil der ventralen Rumpfanlage, verschiebt sich in der Ventralfurche gegen die Äquatorialebene; die Muskelplatten wachsen und verbreitern sich dabei stark (Fig. 29, 30, 31). Demnächst lässt die ventrale Rumpfanlage noch zwei wichtige Veränderungen erkennen: die beginnende Segmentirung und die beginnende Differenzirung des Bauchstranges.

Innerhalb der Muskelplatten treten zuerst schwache Contouren der 3 vordersten Segmente auf (Fig. 30); während ihre Grenzen durch reihenweise Anordnung der Zellen sowohl in den Muskelplatten als auch im anliegenden Ectoderm schärfer werden, schnürt sich das

Digitized by Google

4. Segment ebenfalls vom Endsegment ab (Fig. 31). Mit dem Wachsthum der Muskelplatten schreitet die Differenzirung der Ursegmente fort, und es lassen sich auf der Stufe, welche in Fig. 32 abgebildet ist, das Mundsegment, das 1. Segment (bei *Nereis Dumerilii* ist es ruderlos), ferner das 2., 3., 4. und schließlich das Endsegment erkennen. Die Segmentirung erstreckt sich jedoch vorläufig nur auf die Muskelplatten und auf das denselben anliegende Ectoderm, also nur auf die seitlichen Abschnitte der ventralen Rumpfanlage, während die zu beiden Seiten der Medianlinie liegende Anlage des Bauchstranges einstweilen keinen Zerfall in Segmente zeigt.

Während der Entstehung der Segmentanlagen lässt sich im Ectoderm eine neue Differenzirung erkennen, es ist dies die Anlage des Bauchstranges. Zuerst ordnen sich die ectodermalen Zellen reihenweise zu 2 Streifen an, welche rechts und links von der Ventralfurche sich vom Blastoporus zur Anlage des 1. Segmentes hinziehen, gegen die Schlundanlage aber stark divergiren (Fig. 30). Dicht unter letzterer liegt in dem die beiden divergirenden Streifen trennenden Zwischenraum ein helles, etwas verdicktes Dreieck, das sich keilförmig zwischen die Streifen schiebt: es ist ein Überrest eines larvalen Organs, des Bauchschildes, welches mit fortschreitender Entwicklung bald vollständig schwindet (Fig. 30—32, 35). In den folgenden Perioden verdicken sich die beiden Streifen und breiten sich auch seitlich gegen die Muskelplatten hin aus; gleichzeitig nähern sie sich mehr und mehr der Ventralfurche; in der Medianlinie sind sie durch einen tiefen Einschnitt von einander getrennt, der auf Flächenbildern nicht so deutlich ist wie auf Schnitten und genau mit der Ventralfurche zusammenfällt.

Während sich diese Vorgänge auf der Ventralseite der unteren Polfläche abspielen und die ventrale Rumpfanlage in der eben beschriebenen Weise aus den Descendenten der Somatoblasten entsteht, finden auch auf der oberen Polfläche wesentliche Veränderungen statt. Wie pag. 55 erwähnt, geht aus den 4 Encephaloblasten eine Zellmasse hervor, die sich von den Epidermiszellen scharf absondert und als ein halbmondförmiges Schild auf der oberen Polfläche zu beiden Seiten der Ventralfurche angeordnet ist (Fig. 24). Nun vermehren sich die Zellen und ordnen sich anders an: im oberen Abschnitt des Schildes weichen sie jederseits von der Medianlinie aus einander, gleichzeitig wachsen die seitlichen Theile des Schildes gegen die Äquatorialebene, so dass schließlich die charakteristische zweilappige Form der Kopflappen entsteht (Fig. 33). Der untere Rand krümmt

Digitized by Google

sich concav bogenartig über der Schlundanlage. Die Kopflappen bilden die Anlage des Kopfganglions und sämmtlicher Sinnesorgane des Kopfes.

An lebenden Embryonen nimmt man auf dieser Stufe eine langsame Rotation um die Längsachse wahr, welche durch die Flimmerung eines zarten Wimperringes bewirkt wird. Die Gallerthülle, welche außer der Dotterhaut noch das ganze Ei umgab, ist jetzt vollständig geschwunden. Der Wimperring liegt im oberen Drittel des Embryos, oberhalb des Äquators, und theilt den Embryo in zwei ungleiche Hälften: unterhalb liegt die Schlundanlage und die ganze ventrale Rumpfanlage, oberhalb befinden sich die Kopflappen. Der Wimperapparat bildet einen vollkommen geschlossenen Ring, der sich aus einem Zellreifen zusammensetzt. Die Zellen desselben stammen von den Micromeren, haben große Kerne, treten wulstig hervor (besonders an lebenden Embryonen wahrnehmbar) und tragen an ihrer nach außen convex gekrümmten Fläche feine Cilien, welche die Dotterhaut durchbohren.

Im Vergleich zum präoralen Wimperorgan freischwimmender Trochophoralarven ist der Prototroch dieser fötalen Trochophora nur schwach entwickelt; auch schwankt er in seiner Stärke bei verschiedenen Embryonen recht bedeutend. Sonst ist am Embryo keine Wimperung wahrzunehmen.

Der Blastoporus ist inzwischen durch die in ihn eindringenden ectodermalen Zellen, welche die Anlage des Enddarmes bilden, vollständig verschlossen (Fig. 32). Ob jedoch die Stelle, wo später der After auftritt, genau dem Blastoporus entspricht, ist nicht leicht zu entscheiden, da zur Zeit der Afterbildung, die in eine viel spätere Periode fällt, sich die topographischen Verhältnisse so verändert haben, dass die Verschlussstelle des Blastoporus nicht mehr mit Sicherheit festzustellen ist.

Die nun in den folgenden Stadien in die Augen fallende Veränderung ist die Vereinigung der ventralen Rumpfanlage mit den Kopflappen. Wie aus der vorstehenden Schilderung hervorgeht, setzt sich der Embryonalkörper aus zwei völlig getrennten Anlagen zusammen: auf der Ventralseite der oberen Polfläche liegen die Kopflappen, aus den Descendenten der 4 Encephaloblasten entstanden (Fig. 33), auf der Ventralseite der unteren Polfläche ist die ventrale Rumpfanlage, hervorgegangen aus den Descendenten der beiden Somatoblasten (Fig. 29—31). Mit fortschreitender Entwicklung wächst, dehnt und verschiebt sich die ventrale Rumpfanlage auf der

Digitized by Google

Ventralseite (Macromere *C* und *D*), so dass schließlich ihr höchster Theil, die Schlundanlage, oberhalb der Äquatorialebene zu liegen kommt (Fig. 32 und 33), während die Kopflappen sich durch Wachsthum von der oberen Polfläche auf der Ventralseite gegen die Schlundanlage hin verschieben. Ist diese Stufe (Fig. 33) erreicht, so beginnen sowohl von der ventralen Rumpfanlage die Zellen oberhalb der Schlundanlage, als auch die ihnen gegenüber liegenden Zellen der Kopflappen sich entgegenzuwachsen; es entsteht dadurch eine Verbindung zwischen Kopflappen und Schlundanlage (Fig. 34) und damit erst das Kopfsegment.

Die geschilderte Verbindung ist die Anlage der Schlundcommissur; sie entsteht sowohl aus Zellen des Kopflappens als auch aus denen der ventralen Rumpfanlage. An dem Orte der Vereinigung liegen auch einige Zellen des Prototroehs; ob sich dieselben am Aufbau der Schlundcommissur betheiligen oder zu Grunde gehen, ist festzustellen mir nicht gelungen.

Nach Vereinigung beider Anlagen schreitet die Ausbildung des Annelidenkörpers schnell fort.

Innerhalb der Muskelplatten haben sich inzwischen wesentliche Veränderungen vollzogen, welche man nur in so fern an Flächenbildern wahrnehmen kann, als sie umgestaltend auf die äußere Form einwirken. Nach Anlage der Borstensäcke und nach erfolgter Segmentirung der Muskelplatten breiten sich die Zellen der Muskelplatten jederseits sowohl ventral als auch dorsal aus und bilden so die Anlage der ventralen und dorsalen Längsmuskeln, während aus den Zellen, welche die Borstensäcke umgeben, die Muskulatur der Parapodien entsteht. Je mehr sich die Anlage der ventralen Längsmuskeln der Medianlinie nähert, um so mehr rückt die Segmentirung von den Anlagen der Parapodien gegen die Mittellinie vor, so dass die ganze Ventralseite der Rumpfanlage in 5 breite Streifen zerfällt (Fig. 35). Die medianen Ränder der ventralen Längsmuskeln schieben sich, von der Ventralseite betrachtet, über die Anlage des Bauchstranges; in Folge dessen wird letztere mehr in die Tiefe gedrängt und von den Längsmuskeln zum Theil bedeckt (Fig. 35).

Das 1. Segment lässt jetzt deutlicher ein Paar schmale, zapfenförmige Fortsätze erkennen; es sind dies die Anlagen des 1. Paares der Kopfcirren. Am 2., 3. und 4. Segment haben sich die Parapodien bedeutend weiter entwickelt und sind schon in den dorsalen und ventralen Abschnitt getheilt. Das Endsegment zeigt keine Parapodialanlage und hat nur im unteren Abschnitt median einen

Digitized by Google

tiefen Einschnitt. In der Mitte desselben zu beiden Seiten der Medianlinie finden sich 2 knopfförmige Erhebungen, die Anlage der Analcirren.

Der Embryonalkörper wächst auf den nächsten Stufen beträchtlich; die ventrale Rumpfanlage dehnt sich dabei über die ganze Ventralseite aus und die Kopflappen rücken vollständig auf die obere Polfläche, so dass sie mit ihren vordersten Rändern bis auf die Dorsalseite zu liegen kommen (Fig. 35). Nahe der Mittellinie zeigen sie in ihrem vorderen Abschnitt ein Paar kleine Erhebungen, die Anlagen der Fühler.

Durch das allgemeine Wachsthum beginnt sich auch die äußere Form des Embryos zu ändern: er verliert mehr und mehr seine sphärische Gestalt und geht durch eine bedeutende Streckung in der Längsachse mehr in eine ovoide über. Der ausgeschlüpfte Embryo (Fig. 36) lässt in seiner äußeren Form die Gestalt des Wurmkörpers erkennen. Mit diesem Stadium ist zwar die fötale Entwicklung beendigt, hingegen die Ausbildung der Organe noch keineswegs zum Abschluss gebracht.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Furchung ist total und inäqual. Das Ei zerfällt in 4 Furchungskugeln. Am animalen Pol schnüren sich 4 gleich große Micromeren ab, die Encephaloblasten. Aus diesen entwickeln sich das Kopfganglion und sämmtliche Sinnesorgane des Kopfes. Ferner schnüren sich von den 3 gleich großen Furchungskugeln noch 6 Micromeren und aus der größten Furchungskugel 2 große Zellen ab, die Somatoblasten; aus den letzteren entwickelt sich der Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes und der Epidermis. Die 6 Micromeren betheiligen sich nicht am Aufbau der Organe, es entsteht aus ihnen nur die Epidermis und der larvale Prototroch.

Der Embryonalkörper setzt sich aus zwei völlig getrennten Anlagen zusammen: aus der ventralen Rumpfanlage, welche aus den Descendenten der beiden Somatoblasten entsteht, und aus den Kopflappen, welche die Anlage des Kopfganglions und der Sinnesorgane des Kopfes sind und aus den 4 Encephaloblasten entstehen. Beide Anlagen vereinigen sich erst secundär.

Die Entwicklung ist direct.

Neapel, den 20. März 1891.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Figurenbezeichnungen.

I, II, III, IV . . . . 1., 2., 3., 4. Segment.
A die größte Macromere.
B, C, D die 3 gleich großen Macromeren.
Ac Analcirren.
D.Ecbl Descendenten der 4 Encephaloblasten.
Dfr Dorsalfurche.
Dkg Dotterkugel.
D.O.U Descendenten der oberen Urzellen.
D.S.I Descendenten von Somatoblast I.
D.S.II Descendenten von Somatoblast II.
Dst Dorsalseite.
Dth Dotterhaut.
D.Un.U Descendenten der unteren Urzellen.
Ecbl Encephaloblast.
Ends Endsegment.
Enk Entodermkern.
Epz Epidermiszellen (Descendenten der Micromeren).
K Kopflappen.
Kc Kopfcirren.
Lfr Lateralfurche.
M Myoblasten.
Micr Micromere.
Mp Muskelplatte.
O.U obere Urzellen des Rumpfes.
Pr Prototroch.
Prz Prototrochzelle.
S.I Somatoblast I.
S.II Somatoblast II.
Sl Schlundanlage.
Un.U untere Urzellen des Rumpfes.
Uren Urentodermzelle.
Urenk Urentodermkern.
Vfr Ventralfurche.
V.R ventrale Rumpfanlage.
Vst Ventralseite.

Tafel 6.

Fig. 1—7 nach dem lebenden Ei gezeichnet. Die Gallerthülle ist nicht gezeichnet.

Fig. 1. Ei in Zweitheilung, von der Seite gesehen.

Fig. 2. Ei in Zweitheilung mit beginnender Viertheilung, vom oberen, animalen Pol gesehen.

Fig. 3. Ei in Viertheilung, vom animalen Pol gesehen. $A + B$ bilden die künftige Dorsalseite, $C + D$ die künftige Ventralseite.

Fig. 4. Ei in Viertheilung, von der Seite gesehen, mit fast vollendeter Abschnürung der 4 Encephaloblasten.

Fig. 5. Ei vom animalen Pol gesehen, mit den 4 abgeschnürten Encephaloblasten.

Fig. 6 u. 7. Entstehung der Micromeren und Somatoblasten.

Fig. 8—13. Entstehung der Kopflappen aus den 4 Encephaloblasten.

Fig. 14. Ei von der dorsalen Seite gesehen. Theilung der beiden Somatoblasten.

Fig. 15. Fortgesetzte Theilung der Somatoblasten. Entstehung der oberen Urzellen aus Somatoblast I und der Myoblasten und unteren Urzellen aus Somatoblast II.

Fig. 16. Embryo vom unteren Pol aus gesehen, kurz vor Beendigung der Epibolie. Die hintere Hälfte der unteren Polfläche ist von den Descendenten der beiden Somatoblasten bedeckt, die 6 Myoblasten

Digitized by Google

sind schon zum Theil in die Tiefe gedrängt und werden von den Descendenten der oberen Urzellen überwachsen.

Fig. 17. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo auf der Stufe, die etwa zwischen Fig. 15 und 16 liegt.

Fig. 18. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo kurz nach Beendigung der Epibolie.

Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch 2 Urentodermzellen nach Beendigung der Epibolie. Die Urentodermkerne rechts noch in Theilung begriffen, links nach erfolgter Theilung.

Fig. 20. Ein in Theilung begriffener Urentodermkern.

Fig. 21. Schnitt durch eine wandernde Entodermzelle.

Fig. 22. Wandernde Entodermzellen in den Theilungsfurchen. Querschnitt.

Fig. 23. Anlage des Mitteldarmes zwischen den 4 Macromeren. Querschnitt durch einen Embryo mit 10 Paar Parapodien.

Tafel 7.

Fig. 24. Anlage der Kopflappen auf der Ventralseite der oberen Polfläche. Nur die Kerne der Zellen gezeichnet.

Fig. 25. Embryo von der unteren Polfläche gesehen. Epibolie beendigt. Die hintere Hälfte der unteren Polfläche von den Descendenten der beiden Somatoblasten bedeckt. Der Blastoporus an der Kreuzungsstelle der 4 Theilungsfurchen.

Fig. 26. Beginnende Bildung der ventralen Rumpfanlage aus den Descendenten der Somatoblasten.

Fig. 27—29. Entstehung der Schlundanlage und Ausbreitung der Muskelplatten. Die längs den Theilungsfurchen wandernden Entodermzellen sind nicht gezeichnet.

Fig. 30. Die Schlundanlage liegt zwischen den Enden der beiden Muskelplatten. Die drei ersten Segmente beginnen sich abzugrenzen. Die zu beiden Seiten der Ventralfurche divergirenden Streifen deuten die Anlage des Bauchstranges an.

Fig. 31 u. 32. Die 4 ersten Segmente vorhanden. Die Anlage des Bauchstranges ist weiter vorgeschritten. Die Schlundanlage ist über die Äquatorialebene gerückt und liegt dicht unterhalb des Prototrochs.

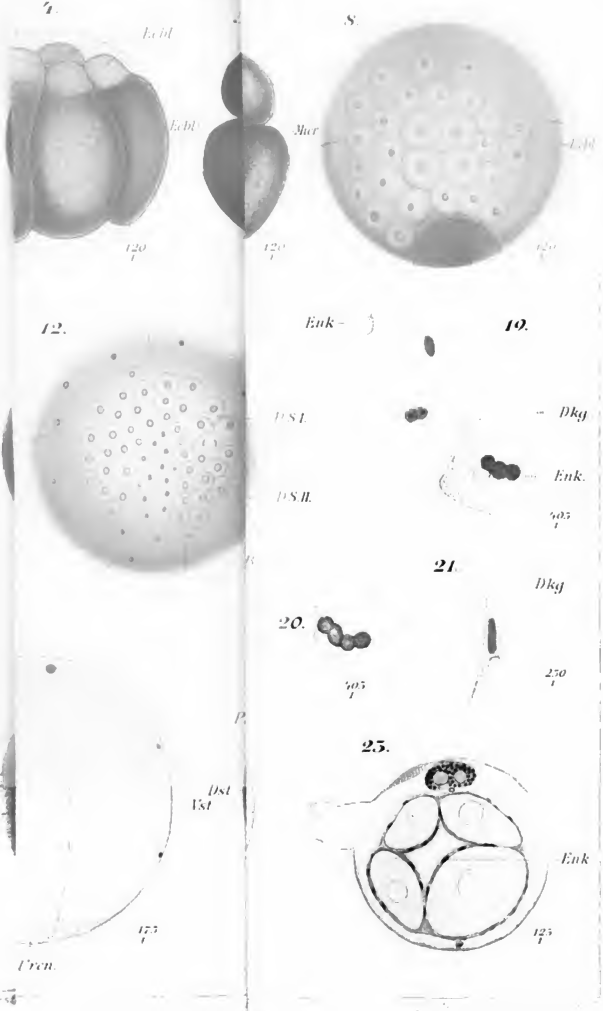
Fig. 33. Embryo auf derselben Stufe wie auf Fig. 32, von der oberen Ventralseite betrachtet.

Fig. 34. Vereinigung der Kopflappen mit der ventralen Rumpfanlage.

Fig. 35. Streckung des Embryos in der Längsachse. Die Kopflappen sind mit ihren äußeren Rändern auf die Dorsalseite hin verschoben. Die Anlagen der ventralen Längsmukeln sind nach der Medianlinie verschoben. Die Anlagen der Parapodien ragen hervor. Am 1. Segment erkennt man die Anlage des 1. Paares Kopfcirren.

Fig. 36. Der ausgeschlüpfte Embryo, von der Ventralseite betrachtet.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

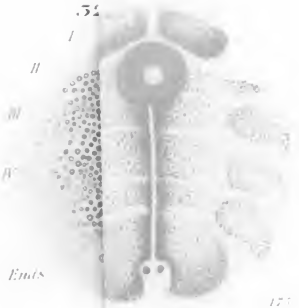
24

27

28

30

32



Digitized by Google

Digitized by Google

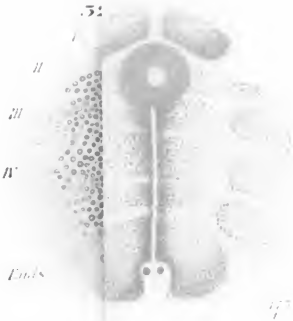
24

27

28

30

31



Digitized by Google

Digitized by Google

Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée.

par

C. Pictet.

Avec les Planches 8—10.

Introduction.

Les auteurs qui ont étudié la spermatogénèse sont nombreux. Depuis près de cinquante ans, cette question a été l'objet de maintes recherches minutieuses, et l'on trouverait difficilement une branche de l'anatomie microscopique qui ait passionné plus de chercheurs et de savants distingués. Mais c'est principalement pendant ces dix dernières années que cette étude a pris une recrudescence extraordinaire, d'un côté grâce aux immenses perfectionnements apportés à la construction du microscope; d'un autre côté grâce à l'étude approfondie et à l'application méthodique des nombreux réactifs qui garnissent actuellement la table de travail de tout histologiste. C'est ainsi que l'on a pu arriver, au prix de laborieux efforts, à se faire une idée encore bien imparfaite, il est vrai, de la constitution tant morphologique que chimique de la cellule animale.

Ces notions acquises ont été d'un grand secours pour l'étude de la spermatogénèse. Cette étude, en effet, outre l'intérêt propre qu'elle offre, touchant les premiers développements et la maturation du spermatozoïde, nous fournit une excellente occasion d'observer la cellule animale prise isolément, de suivre pas à pas les phénomènes de sa naissance, de ses différents modes de multiplication, de son sort final, et de se faire une idée aussi précise qu'il est possible,

Digitized by Google

avec les moyens d'investigation que nous possédons actuellement, de la constitution intime de ses différentes parties, de leurs rapports entre elles, en un mot de la biologie cellulaire.

Cette étude, cependant, présente des difficultés sérieuses. En premier lieu, les spermatozoïdes ayant généralement de très petites dimensions, ce n'est guère qu'avec les grossissements les plus puissants et les plus parfaits que nous fournisse l'optique moderne, qu'on peut arriver à dévoiler leur structure. C'est à l'invention des objectifs à immersion homogène, on peut le dire, qu'est due la plupart des découvertes que la cytologie a enregistrées dans ces dernières années; et tout dernièrement encore, la fabrication des objectifs apochromatiques parait devoir donner un nouvel essor à cette branche de l'histologie.

Et cependant, malgré la perfection de nos instruments, nous sommes obligés trop souvent de reconnaître notre impuissance à débrouiller la structure réelle de ces infiniment petits, et à entrer dans le domaine de la conjecture. Aussi ne devons-nous pas nous étonner en voyant les profondes divergences d'opinions qui existent souvent entre les auteurs, au point de vue de la constitution physique de la cellule animale.

En second lieu, ce n'est évidemment pas en examinant seulement les éléments cellulaires vivants qu'on pourra se faire une idée exacte de leur nature. On n'y arrivera qu'à l'aide d'un certain nombre de réactifs appropriés, qui seuls permettront de mettre en évidence les différentes parties de la cellule, et de reconnaître leur constitution chimique. — Malheureusement, les cellules spermatiques sont presque toujours d'une grande délicatesse; elles se modifient profondément sous l'influence des réactifs, jusqu'à devenir souvent méconnaissables. On ne peut donc faire agir ces derniers qu'avec une extrême prudence, et la forme et les dimensions des éléments doivent toujours être contrôlées sur le vivant.

Les spermatozoïdes affectent une grande diversité de forme et de structure. Souvent, dans des groupes d'animaux très voisins, et dont la ressemblance anatomique est presque absolue, les spermatozoïdes diffèrent totalement. Une étude complète de la spermatogénèse ne serait pas possible. Je me suis donc limité, en premier lieu, à quelques classes d'animaux chez lesquels l'évolution des spermatozoïdes était encore peu connue, ou présentait des particularités intéressantes. En second lieu, je ne me suis pas appliqué à décrire toutes les phases du développement des spermatozoïdes, depuis

Digitized by Google

l'origine première des produits sexuels jusqu'à leur maturité, le sujet étant en lui-même encore beaucoup trop vaste, et c'est seulement la dernière phase de ce développement dont nous nous occuperons ici spécialement.

On sait, en effet, que les cellules sexuelles subissent un nombre plus ou moins considérable de divisions, pour arriver en définitive à la formation d'un certain nombre de cellules qui, maintenant, se transformeront directement en spermatozoïdes. Ces cellules de la dernière génération ont été nommées spermatides par La Valette St. George.

Chaque spermatide se présente généralement sous la forme d'une cellule normalement constituée, formée par conséquent d'une gouttelette de protoplasma entourée d'une membrane, et renfermant un noyau. Ce noyau, possédant lui-même une membrane propre, est composé principalement de deux corps nettement différenciés: la substance nucléaire proprement dite, nucléine, ou chromatine des auteurs, et le suc nucléaire, achromatine (Flemming) ou caryoplasma (Carnoy). Outre le noyau, la cellule renferme souvent un corps particulier, le noyau accessoire (Nebenkern) dont nous aurons à nous occuper en détail.

Etant donné une cellule ainsi constituée, le problème est le suivant: Comment la spermatide va-t-elle se transformer en spermatozoïde? Aux dépens de quelle partie de la cellule se formeront les différentes parties du spermatozoïde, et que vont devenir le noyau, le protoplasma et le Nebenkern de cette spermatide? En d'autres termes, quelle est la composition du spermatozoïde au point de vue de la théorie cellulaire? Voici le point que nous tâcherons d'élucider dans les pages qui suivent.

Cette étude a déjà été faite chez un grand nombre d'animaux, et a donné lieu à une légion de travaux, dans lesquels nous trouvons de grandes diversités d'opinions. Il serait à désirer cependant que cette question fût résolue, et voici pourquoi: le spermatozoïde est l'élément destiné à transmettre aux descendants les principes héréditaires de l'organisme mâle dont il provient, en donnant naissance à un nouvel être par sa fusion avec l'élément femelle. Il est donc d'un grand intérêt de savoir quelle est la partie de la cellule sexuelle qui est dépositaire de cet héritage ancestral, et qui se transmettra ainsi de descendant en descendant. L'étude de la spermatogénèse se relie ainsi directement à celle, si intéressante, de la fécondation.

Digitized by Google

Voici maintenant, en partant de ce point de vue, quelle est la division de ce travail. Après un court résumé historique de la question, se rapportant surtout aux recherches traitant de cette dernière phase de la spermatogénèse, je décrirai l'évolution des spermatozoïdes, telle que je l'ai étudiée chez quelques types pris dans différents embranchements du règne animal, et particulièrement sur les animaux marins inférieurs, encore peu connus sous ce rapport. Voici les espèces sur lesquelles mes recherches ont porté plus spécialement:

1) Les Echinides, en particulier *Strongylocentrotus lividus* Brdt.
2) Les Siphonophores, et particulièrement *Halistemma rubrum* Vogt.
3) Un Ptéropode: *Cymbulia Peronii* Cuv.
4) Un Céphalopode: *Sepia officinalis* L.
5) Une Annélide: *Eteone pterophora* Ehlers.
6) Un Tunicier: *Salpa virgula* Vogt.

Après avoir décrit la spermatogénèse chez ces espèces, il me restera à réunir brièvement les faits observés et à en tirer quelques conclusions générales. Je n'ai pas, cela va sans dire, la prétention de formuler une loi générale de la spermatogénèse en me basant seulement sur ces quelques cas isolés, car nos connaissances sur ce sujet sont encore trop imparfaites pour vouloir généraliser dans tout le règne animal des faits qui n'ont encore été observés avec soin que dans un nombre relativement restreint d'espèces; heureux seulement si cette étude peut contribuer dans quelque mesure à la connaissance de la question chez certains groupes d'animaux où elle n'a pas encore été spécialement étudiée.

Nous avons maintenant, grâce à un grand nombre de travaux spéciaux, des notions assez exactes sur la spermatogénèse des animaux supérieurs, en particulier des Mammifères, des Amphibiens et des Oiseaux. Parmi les Invertébrés, ce sont surtout les Mollusques Gastéropodes qui ont été beaucoup étudiés dernièrement, puis quelques Arthropodes. A côté de cela, il existe plusieurs groupes d'animaux chez lesquels cette question est encore à peine connue. Profitant donc de plusieurs séjours au bord de la Méditerranée, j'ai pu m'attacher à l'étude de quelques uns de ces groupes, en négligeant ceux dont la spermatogénèse a déjà été étudiée.

Ce travail a été fait dans les Stations Zoologiques de Villefranche, de Nice et de Naples, et je tiens à exprimer ici toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur H. Fol qui, après m'avoir

Digitized by Google

guidé dans le choix du sujet, a mis à ma disposition un matériel abondant, et toutes les ressources qu'offre son laboratoire. Je suis heureux aussi d'avoir l'occasion d'exprimer mes remerciements à Monsieur le Professeur CARL VOGT, qui m'a facilité l'accès de la Station Zoologique de Naples, ainsi qu'à M. le Professeur A. DOHRN, pour l'excellente hospitalité et toutes les facilités de travail dont on jouit dans son établissement.

Historique.

La découverte des spermatozoïdes date d'il y a plus de deux siècles. C'est en 1677, en effet, que LOUIS HAM les observa pour la première fois dans le liquide séminal de l'homme. Peu de temps après, LEEUWENHOEK en constata la présence chez plusieurs animaux, et leur donna le nom d'animalcules spermatiques. Leur étude fut reprise au siècle dernier par SPALLANZANI, et sourtout au commencement de ce siècle par PREVOST et DUMAS (72). Mais tous ces naturalistes les regardèrent comme de petits animaux ayant une existence indépendante, de là leur nom d'animalcules spermatiques. Plusieurs aussi les considérèrent comme des parasites vivant dans la liqueur séminale, et les classèrent même dans différents groupes d'animaux; ainsi EHRENBERG les rapprocha d'abord des Infusoires, d'autres les rangèrent parmi les Vers, à cause de leur ressemblance avec les Cercaires; on y décrivit même une organisation interne souvent assez compliquée.

Ce n'est guère que vers 1840 que l'on commença à étudier l'origine et le développement de ces animalcules spermatiques, et qu'on s'aperçut alors que ce n'étaient pas des animaux ayant une vie propre, mais bien des éléments provenant des tissus de l'animal chez lequel ils se développent, et s'individualisant ensuite, comme le sont, par exemple, les globules sanguins. C'est de cette époque que date l'étude de la spermatogénèse. Les animalcules spermatiques reçurent le nom de spermatozoïdes (DUVERNOY) ou zoospermes.

Le premier travail qui s'occupe spécialement de la spermatogénèse est celui que R. WAGNER (81) publia en 1836 sur les spermatozoïdes des Oiseaux. Puis vinrent quelques mémoires plus ou moins importants de PELTIER (51—53), DUJARDIN (13, 14), v. SIEBOLD (78), HALLMANN (28); mais ce n'est guère, on peut le dire, qu'avec

Digitized by Google

le premier travail de Kölliker (34) que commence vraiment l'histoire de la spermatogénèse.

Cet auteur décrit un nombre assez considérable de spermatozoïdes d'Invertébrés, auxquels il donne le nom de »Samenfäden«, à la place de »Samenthierchen«, et montre qu'ils se développent aux dépens des cellules tapissant les parois internes du testicule: les spermatozoïdes ne sont ainsi que des cellules transformées.

Mais il ne va pas tarder à modifier cette manière de voir. Dans un second mémoire (35) publié en 1847, il décrit les spermatozoïdes comme provenant, non pas d'une cellule tout entière, mais bien du noyau cellulaire, et même d'une partie seulement de ce noyau.

Enfin c'est en 1856 que dans un troisième mémoire (36) où il étudie la question à fond, il se voit amené à modifier encore une fois son opinion. Il résulte de ses observations que c'est le noyau tout entier de la cellule spermatique qui se transforme en spermatozoïde. Ce noyau, primitivement sphérique, s'allonge et se divise en deux parties, une antérieure plus dense, et une postérieure plus pâle. La première formera la tête, et la seconde la queue du spermatozoïde, qui reste enroulé à l'intérieur de la cellule mère, jusqu'à ce que, celle-ci se détruisant, le spermatozoïde se déroule et devienne libre.

Telle est, en peu de mots, la théorie de Kölliker, qui regarde donc le zoosperme comme une production purement nucléaire. Dans un dernier travail (37) paru en 1885, il est resté fidèle à son opinion.

Cependant cette théorie ne fut pas longtemps sans être combattue. Dans un travail de Henle (29) nous voyons que, d'après cet auteur, le protoplasma cellulaire prend aussi part à la formation du spermatozoïde. Cette opinion a été confirmée par Schweigger-Seidel (75) dans une remarquable étude parue en 1865, où il décrit avec une grande précision le processus de la spermatogénèse. Il en conclut que le spermatozoïde est une cellule entière transformée, qu'on peut assimiler à une cellule vibratile. Il distingue dans cette cellule trois parties principales: la tête, le segment moyen et la queue. La tête provient du noyau de la cellule spermatique, et les deux autres parties proviennent du protoplasma.

C'est à la même époque que commence la série des travaux sur la spermatogénèse, que La Valette St. George a publiés sans relâche pendant ces vingt dernières années (39—45). Comme il serait trop long de les analyser tous en détail, bornons nous à donner un résumé de la théorie à laquelle ses nombreuses recherches l'ont amené.

Digitized by Google

Le testicule jeune renferme un certain nombre de cellules, les spermatogonies, qui, par une série de divisions successives, finiront par donner naissance aux spermatozoïdes. Ces spermatogonies donnent d'abord naissance à des spermatocytes, qui sont les produits de la première division. Après un nombre plus ou moins considérable de générations de spermatocytes, nous arrivons à un produit de la dernière division, qu'il appelle les spermatides. Ce sont ces spermatides qui vont maintenant se transformer directement en produits du dernier ordre, c'est-à-dire en spermatozoïdes proprement dits, ou spermatosomes, et cela de telle façon que le noyau de la spermatide deviendra la tête, tandis que le protoplasma formera la queue du spermatozoïde.

Nous voici déjà en présence de deux théories diamétralement opposées: celle de Kölliker, qui regarde le zoosperme comme une formation purement nucléaire, et celle de Henle, Schweigger-Seidel, La Valette, et beaucoup d'autres pour lesquels le zoosperme est une cellule entière transformée. Nous allons en voir apparaître une troisième, d'après laquelle le noyau disparaîtrait, sans prendre aucune part à la formation du spermatozoïde.

Remak (73) a soutenu cette opinion pour la spermatogénèse des Amphibiens. Langerhans (38) décrit chez l'*Amphioxus* la tête du spermatozoïde comme ne provenant pas du noyau, mais d'un petit corps brillant placé à côté du noyau. D'après Zenker (84) les spermatozoïdes des Isopodes se formeraient sans le secours du noyau; Metschnikoff (49) soutient la même opinion pour l'Écrevisse, Balbiani (1) pour les Aphidiens. Grassi (26) affirme que le même fait se présente chez les Chétognathes.

Cette dernière opinion cependant compte peu de partisans, et dans la plupart des cas que je viens de citer, une observation attentive a permis de reconnaître la présence du noyau dans les spermatozoïdes mûrs. Ainsi plusieurs auteurs, parmi lesquels Nussbaum (50), puis Gilson (24) l'ont démontré pour les Décapodes, Bolles Lee (47) pour la *Sagitta*.

Telles sont les principales opinions émises au sujet du rôle du noyau dans la formation du spermatozoïde. Il serait trop long d'analyser ici tous les mémoires traitant cette question. Nous aurons du reste à y revenir en parlant de chaque type en particulier. Il nous reste à dire maintenant quelques mots d'un corpuscule sur lequel on a beaucoup discuté dans ces dernières années. C'est le noyau accessoire.

Digitized by Google

Il fut découvert en 1867 par La Valette St. George (39) qui lui donna le nom de Nebenkern, ou Nebenkörper. D'après lui, ce corpuscule serait formé par condensation d'une partie du protoplasme de la spermatide. Depuis lors, beaucoup d'auteurs l'ont signalé dans les cellules séminales, et lui ont attribué des origines diverses. Les uns, se rangeant à la première opinion de La Valette, pensent que c'est une production cytoplasmique, ainsi Metschnikoff (49), Balbiani (1), et Bütschli (9) chez les Arthropodes; Keferstein (33) chez les Mollusques; Nussbaum (50) chez l'Écrevisse. D'autres au contraire le font provenir du noyau, comme van Beneden (6) chez l'*Ascaris*, Grobben (27) chez les Décapodes, Lee (47) chez la *Sagitta*. Enfin Gilson (24) en nie positivement l'existence.

Dernièrement, le noyau accessoire a été étudié attentivement par La Valette St. George (40—45), Prenant (62—71), et surtout par Platner (54—61), et il paraîtrait résulter de leurs observations que ce corpuscule provient du reste du fuseau achromatique qui se forme pendant la caryocinèse, et qui se condenserait en une petite masse à la fin de la division cellulaire. D'après Prenant qui en a suivi l'évolution chez les Pulmonés et chez les Reptiles, ce fuseau se décomposerait en un certain nombre de granules, ou cytomicrosomes, qui se fusionnent ensuite en un seul corpuscule pour former le »Nebenkern«.

D'après Platner (55) on a souvent regardé comme Nebenkern des formations accessoires absolument différentes, et avec lesquelles il ne doit pas être confondu. Le vrai Nebenkern se développerait toujours aux dépens du fuseau achromatique. Dans un travail publié récemment (61) le même auteur divise le noyau accessoire en deux parties, dont l'une serait formée par le »Centrosoma«, c'est-à-dire le corpuscule polaire, ou centre attractif de la division cinétique, et l'autre par le reste du fuseau achromatique, pour lequel il propose le nom de »Mitosoma«.

Quant au rôle que joue le noyau accessoire dans la formation du spermatozoïde, les opinions ne sont pas moins divergentes. Pour plusieurs auteurs, il formerait la tête du zoosperme. C'est le sort que lui attribuent Keferstein (33), La Valette St. George (39). Metschnikoff (49) et Duval (16, 17) chez les Mollusques; Grobben (27) chez les Décapodes. Chez les Insectes, d'après La Valette St. George (41) et Bütschli (9) il formerait le segment moyen. D'après Nussbaum (50) il donne naissance, chez l'Écrevisse,

Digitized by Google

à la coiffe céphalique, et d'après PRENANT (71) il joue le même rôle chez les Reptiles, tandis que chez les Pulmonés (70) il se dissout dans le cytoplasme qui forme ensuite la queue du spermatozoïde.

Enfin, plusieurs auteurs ont voulu voir en lui un homologue des globules polaires de l'œuf; ainsi VAN BENEDEN et JULIN (6) chez l'*Ascaris*. Cette hypothèse a été émise aussi théoriquement par WEISMANN (83) et par WALDEYER (82).

Il résulterait de ces nombreuses observations que le noyau accessoire existe dans la plupart des cellules séminales, mais que son rôle dans la formation des spermatozoïdes offre de grandes variétés dans la série animale.

Index bibliographique.

1. Balbiani, G., Mémoire sur la génération des Aphides. in: Ann. Sc. N. (5) Tome 11. 1869. pag. 49—68 Pl. 2.
2. Ballowitz, E., Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen. 1. Theil: Die Spermatozoen der Vögel. in: Arch. Mikr. Anat. 32. Bd. 1888. pag. 401—473 Taf. 14—18.
3. —— Das Retzius'sche Endstück der Säugethier-Spermatozoen. in: Internation. Monatschr. Anat. Phys. 7. Bd. 1890. pag. 211—223.
4. —— Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen. Zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der contractilen Elemente. Die Spermatozoen der Insecten. 1. Coleopteren. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890. pag. 317—408 Taf. 12—15.
5. —— Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen. 3. Theil: Fische, Amphibien und Reptilien. in: Arch. Mikr. Anat. 36. Bd. 1890. pag. 225—291 Taf. 11 und 12.
6. Beneden, E. van, et Ch. Julin, La spermatogénèse de l'Ascaride mégalocéphale. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 7. 1884. pag. 312—342.
7. Bloomfield, J., The Development of the Spermatozoa. Part I. *Lumbricus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 20. 1880. pag. 79—89 Pl. 6.
8. Brock, J., Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. 1. Beitrag. in: Zeit. Wiss. Z. 32. Bd. 1879. pag. 47—49 Taf. 1.
9. Bütschli, O., Nähere Mittheilungen über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen. in: Zeit. Wiss. Z. 21. Bd. 1871. pag. 526—534 Taf. 40—41.
10. Carnoy, J. B., La biologie cellulaire. Lierre 1884. pag. 225—226.
11. Claus, C., Über *Halistemma tergestinum*, nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. in: Arb. Z. Inst. Wien. 1. Bd. 1878. pag. 45 Taf. 2.
12. Dönitz, W., Über die Entwicklung der Spermatozoïden bei Schwimmpolypen. in: Sitz. Ber. Ges. Nat. Freunde Berlin 1872. pag. 54.

Digitized by Google

13. Dujardin, F., Sur les zoospermes des Mammifères et sur ceux du Cochon d'Inde en particulier. in: Ann. Sc. N. (2) Tome 8. 1837. pag. 291—297 Pl. 9.
14. —— Sur les zoospermes de la Carpe. ibid. pag. 297—302 Pl. 9.
15. Du Plessis, G., Seconde note sur le *Vortex Lemani*. in: Bull. Soc. Vaud. Lausanne Vol. 14. 1876. pag. 257 Pl. 5.
16. Duval, M., Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. in: Journ. Micr. Paris 3. Année 1879. et in: Revue Sc. N. Montpellier Tome 7. 1878.
17. —— Études sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. in: Revue Sc. N. Montpellier Tome 8. 1879. et in. Journ. Micr. Paris 4. Année 1880.
18. Eisig, H., Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr. 1887. pag. 140, 199, 226, 282, 671; Taf. 15, 23, 26, 28, 30.
19. Flemming, W., Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. 2. Theil. in: Arch. Mikr. Anat. 18. Bd. 1880. pag. 233ff.
20. —— idem 3. Theil. ibid. 20. Bd. 1881. pag. 1—86 Taf. 1—4.
21. —— Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei *Salamandra maculosa*. ibid. 31. Bd. 1887. pag. 71—98.
22. Fol, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. in: Mém. Soc. Physiq. Nat. Genève Tome 26. 1879. pag. 260.
22a. —— voir plus loin pag. 107.
23. Gegenbaur, C., Untersuchungen über die Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1853.
24. Gilson, G., Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. in: La Cellule Tome 1. 1885. et Tome 2. 1886. 347 pagg. 15 Pl. et Tome 4. 1888. pag. 5—93 Pl. 16.
25. Graeffe, Ed., Beobachtungen über Radiaten und Würmer in Nizza. in: Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. 17. Bd. 1858. pag. 14.
26. Grassi, B., I Chetognati. in: Fauna Flora Golf. Neapel 5. Monogr. 1883. pag. 92—95 Tav. 13.
27. Grobben, C., Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. in: Arb. Z. Inst. Wien. 1. Bd. 1878. pag. 23—50 Taf. 3. u. 4.
28. Hallmann, E., Über den Bau des Hodens und die Entwicklung der Samenthiere der Rochen. in: Arch. Anat. Phys. 1840. pag. 467—474 Taf. 15.
29. Henle, F. G. J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1. Aufl. 1866. pag. 356; 2. Aufl. 1874. pag. 370.
30. Hertwig, O., Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1884. pag. 276—318.
31. Jensen, O. S., Recherches sur la spermatogénèse. in: Arch. Biol. Tome 4. 1883. pag. 1—94, 669—747 Pl. 1, 2 et 20.
32. —— Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien. 1. Säugethiere. in: Arch. Mikr. Anat. 30. Bd. 1887. pag. 379—425 Taf. 12—14.
33. Keferstein, W., Spermatogenesis der Pulmonaten. in: Bronn's Klassen und Ordn. des Thierreichs 3. Bd. 2. Abthg. 1862—1866 pag. 1215.
34. Kölliker, A., Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere. Berlin 1841.

Digitized by Google

35. Kölliker, A., Die Bildung der Samenfäden im Bläschen. in: Nouv. Mem. Soc. Helvét. Sc. N. Vol. 8. 1847. pag. 1—82 Pl. 1—3.
36. —— Über die Vitalität und die Entwicklung der Samenfäden. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg. 6. Bd. 1856. pag. 80—84.
37. —— Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. in: Zeit. Wiss. Z. 42. Bd. 1885. pag. 1—46.
38. Langerhans, P., Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. in: Arch. Mikr. Anat. 12. Bd. 1876. pag. 328—330 Taf. 14.
39. La Valette St. George, A. v., Über die Genese der Samenkörper. 2. Mittheilung. in: Arch. Mikr. Anat. 3. Bd. 1867. pag. 263—273 Taf. 14.
40. —— Spermatologische Beiträge. 1. Mittheilung. (*Bombinator igneus*). ibid. 25. Bd. 1885. pag. 581—593 Taf. 24 und 25.
41. —— Idem. 2. Mittheilung. (*Blatta germanica*). ibid. 27. Bd. 1886 pag. 1 — 12 Taf. 1 und 2.
42. —— Idem. 3. Mittheilung. ibid. pag. 385—397 Taf. 14—16.
43. —— Idem. 4. Mittheilung. ibid. 28. Bd. 1886. pag. 1—13 Taf. 1—4.
44. —— Idem. 5. Mittheilung. ibid. 30. Bd. 1887. pag. 426—434 Taf. 25.
45. —— Zelltheilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*. in: Festschrift zu v. Kölliker's 70. Geburtstage. 1887. pag. 49—61 Taf. 3 und 4.
46. Lee, A. Bolles, La spermatogénèse chez les Némertiens, à propos d'une théorie de Sabatier. in: Recueil Z. Suisse Tome 4. 1887. pag. 409 — 430 Pl. 19.
47. —— La spermatogénèse chez les Chétognathes. in: La Cellule Tome 4. 1888. pag. 107—133 Pl. 1 et 2.
48. Leydig, Fr., Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883. pag. 105—124 Taf. 7.
49. Metschnikoff, E., Recherches sur la spermatogénèse (en Russe). in: Arb. Versamml. Russ. Nat. Abth. Anat. Phys. 1868 § 56.
50. Nussbaum, M., Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. in: Arch. Mikr. Anat. 23. Bd. 1884. pag. 155—213 Taf. 9—11.
51. Peltier, A., Observations microscopiques sur les animalcules. in: Bull. Soc. Sc. N. Paris 1835. pag. 92—95.
52. —— Sur l'origine et le développement des zoospermes de la Grenouille. in: Proc. Verb. Soc. Philomath. Paris 1838. pag. 43—44.
53. —— Observations sur le mode de formation et le développement des zoospermes chez les Batraciens. in: Compt. Rend. Tome 11. 1840. pag. 816.
54. Platner, G., Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. in: Arch. Mikr. Anat. 25. Bd. 1885. pag. 564—581 Taf. 23.
55. —— Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. ibid. 26. Bd. 1886. pag. 343—369 Taf. 14.
56. —— Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. ibid. pag. 599—621 Taf. 29 und 30.
57. —— Über die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. ibid. 27. Bd. 1886. pag. 32—72 Taf. 5 und 6.

Digitized by Google

58. Platner, G., Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. in: Internation. Monatschr. Anat. Phys. 3. Bd. 1886. pag. 341—398 Taf. 17.

59. —— Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. in: Biol. Centralbl. 8. Bd. 1889. pag. 718—720.

60. —— Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. 1. Zelltheilung und Samenbildung in den Zwitterdrüsen von *Limax agrestis*. 2. Samenbildung und Zelltheilung bei *Paludina vivipara*. in: Arch. Mikr. Anat. 33. Bd. 1889. pag. 125—145 Taf. 8 und 9.

61. —— Idem. 5. Samenbildung und Zelltheilung im Hoden der Schmetterlinge. ibid. pag. 192—203 Taf. 13.

62. Prenant, A., Études sur la structure du tube séminifère des Mammifères. Recherches sur la signification des éléments qui le constituent. in: Bull. Soc. Sc. Nancy (2) Tome 9. fasc. 21, 1887. pag. 23.

63. —— Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre. ibid. pag. 30—31.

64. —— Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. ibid. pag. 33.

65. —— Note sur la cytologie des éléments séminaux chez la Scolopendre. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 4. 1887. No. 31.

66. —— Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie. in: La Cellule Tome 3. 1887. pag. 415—442 avec 2 Pl.

67. —— Note sur la cytologie des éléments séminaux chez les Gastéropodes pulmonés. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 4. 1887. No. 39.

68. —— Recherches sur la signification des éléments du tube séminifère adulte des Mammifères. (Sur la question de la cellule de soutien). in: Internation. Monatschr. Anat. Phys. 4. Bd. 1887. pag. 358—370, 397—409 Taf. 14 und 15.

69. —— Note sur la cytologie des éléments séminaux chez les Reptiles. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 5. 1888. pag. 3—4.

70. —— Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. in: La Cellule Tome 4. 1888. pag. 135—177 Pl. 1 et 2.

71. —— Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. ibid. pag. 183—195 Pl. 3.

72. Prevost et Dumas, Observations relatives à l'appareil générateur des animaux mâles. Histoire et description des animalcules spermatiques. in: Ann. Sc. N. (1) Vol. 1 et 2. 1824.

73. Remak, R., Über Eihüllen und Spermatozoen. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1854. pag. 252—256.

74. Sabatier, A., Sur les formes des spermatozoïdes de l'Élédone musquée. in: Compt. Rend. Tome 106. 1888. pag. 954—956.

75. Schweigger-Seidel, F., Über die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. in: Arch. Mikr. Anat. 1. Bd. 1865. pag. 309—335 Taf. 19.

76. Selenka, E., Zoologische Studien. 1. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878. pag. 5—7 Taf. 2.

77. Siebold, C. Th. v., Über die Spermatozoen der Crustaceen, Insecten, Gastropoden und einiger anderer wirbellosen Thiere. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1836. pag. 13—53 Taf. 2 und 3.

Digitized by Google

78. Siebold, C. Th. v., Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. ibid. 1837. pag. 381—439 Taf. 20.
79. —— Über die Spermatozoïden der Locustinen. in: Nova Acta Leop. Car. 21. Bd. 1845. pag. 250 Taf. 14.
80. Vogt, C., Sur les Siphonophores de la mer de Nice. in: Mém. Inst. Nation. Genève Vol. 1. 1853 pag. 79.
81. Wagner, R., Die Genesis der Samenthierchen. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1836. pag. 225—231 Taf. 9.
82. Waldeyer, W., Über Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. in: Arch. Mikr. Anat. 32. Bd. 1888. pag. 1—123.
83. Weismann, A., Über die Zahl der Richtungskörper, und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887. 75 pagg.
84. Zenker, W., Über *Asellus aquaticus*. in: Arch. Naturg. 20. Jahrg. 1854. pag. 103—107.

Terminologie.

La terminologie de la spermatogénèse est fort embrouillée. Beaucoup de naturalistes se sont préoccupés de créer des noms nouveaux pour des choses déjà connues, d'où il résulte une grande confusion dans la signification attribuée à chaque terme par les différents auteurs. Il serait grand temps d'adopter une nomenclature et de s'y tenir, et c'est celle proposée par La Valette St. George qui me paraît la plus simple et qui est, du reste, la plus généralement adoptée aujourd'hui. C'est pour cette double raison que nous l'avons constamment employée et que nous la rappellerons ici en peu de mots.

Nous appellerons donc:

1) Spermatogonie, la cellule mère, qui donnera naissance à un certain nombre de générations de cellules filles destinées à former les spermatozoïdes.

2) Spermatocytes, les cellules filles engendrées par division de la spermatogonie. Ces spermatocytes subiront un nombre plus ou moins considérable de divisions, pour aboutir enfin à la formation d'un ordre de cellules qui ne se diviseront plus, mais dont chacune se transformera directement en un spermatozoïde. Ce sont les cellules de la dernière génération ou spermatides.

3) Spermatides, toute cellule qui doit donner directement naissance à un seul spermatozoïde.

4) Spermatozoïde, ou zoosperme, une spermatide transformée, et arrivée à maturité.

Toutes les fois que nous emploierons les termes vagues de

Digitized by Google

cellule sexuelle, cellule séminale, ce sera pour indiquer une ou plusieurs de ces générations sans vouloir préciser davantage.

Cependant les choses ne se passent pas toujours aussi simplement. Il arrive souvent, en effet, que les spermatocytes, par exemple, se divisent incomplétement. Leur noyau subit une série de fractionnements formant autant de noyaux fils, tandis que le protoplasme de la cellule mère reste commun et indivis. Nous nous trouvons alors en présence d'une spermatogemme, c'est-à-dire d'un amas protoplasmique renfermant un nombre variable de noyaux. Quelquefois, ces noyaux se rangent en cercle à la périphérie de l'amas protoplasmique central, qui prend alors le nom de cytophore, ou masse cytophorale (Jensen). Il peut arriver, dans certains cas, qu'il reste au centre du cytophore un noyau qui n'est pas destiné à se transformer en spermatozoïde, c'est le noyau cytophoral (Jensen).

Tels sont les principaux termes employés, qui sont, on le voit, d'une grande simplicité. Nous avons écarté, avec intention, le mot de spermatoblaste, dont on a souvent abusé, en lui donnant des significations diverses, et qui pourrait donc donner lieu à des équivoques.

Quant à la dénomination des différentes parties de la cellule, les cytologistes sont encore si peu d'accord entre eux, qu'il est difficile d'employer une nomenclature satisfaisante. J'ai adopté généralement le terme de nucléine pour indiquer la partie figurée du noyau, dont la réaction caractéristique est la coloration intense que lui communiquent le vert de méthyle, et en général tous les colorants nucléaires. Ce terme me paraît préférable à celui de chromatine, employé par Flemming, qui ne s'applique pas à une substance nettement définie, et dans lequel on peut, par exemple, ranger des nucléoles qui ne renfermeraient pas trace de nucléine. En outre, nous nous servirons constamment des deux termes suivants, adoptés par Carnoy, qui ont le mérite d'être clairs, et d'éviter une périphrase; ce sont: cytoplasma pour le protoplasme cellulaire, placé à l'extérieur du noyau, et caryoplasma pour le plasma nucléaire, qui se trouve à l'intérieur du noyau en compagnie de la nucléine.

Il reste encore à parler d'un corpuscule spécial, c'est celui découvert par La Valette St. George, et décrit par lui sous le nom de Nebenkörper, ou Nebenkern. On ne peut guère le traduire en français que par noyau accessoire, comme l'a fait A. Bolles Lee. Nous lui conserverons donc ce nom à défaut d'un

Digitized by Google

meilleur, en faisant remarquer toutefois que le corps en question n'est pas un noyau véritable, mais un corpuscule se trouvant dans la cellule à côté du noyau, et possédant des fonctions spéciales.

Technique.

Les spermatozoïdes, ainsi que la plupart des cellules séminales, sont d'une grande délicatesse, et resistent généralement fort mal à l'action des réactifs histologiques, ce qui rend souvent très difficile l'étude de leur constitution, tant physique que chimique. En outre, tel réactif, qui donnera d'excellents résultats pour une espèce, n'en donnera que de médiocres pour une autre, et ne sera d'aucun secours pour une troisième. On est ainsi astreint, à chaque pas, à de longs tâtonnements, avant d'avoir trouvé la méthode la mieux appropriée au cas présent. Je ne donnerai donc ici que quelques indications générales, renvoyant pour les détails aux méthodes exposées au commencement de l'étude de chaque type.

Si l'on veut se faire une idée exacte et complète de l'évolution des spermatozoïdes, il faut avoir recours à 3 méthodes principales:

1) l'examen sur le vivant.
2) les différentes méthodes de dissociation, et d'examen dans des liquides plus ou moins indifférents.
3) la méthode des coupes.

Disons tout de suite que cette dernière nous a toujours été de très peu d'utilité. En effet, lorsque les testicules ont passé par toute la série des réactifs employés pour la fixation, la coloration, l'enrobage, etc., les éléments séminaux se ratatinent considérablement, et deviennent souvent à peu près méconnaissables. Cette méthode n'est donc guère utile que pour donner un aperçu de la conformation générale du testicule, ou aussi dans l'étude de la caryocinèse, le noyau étant la partie de la cellule offrant généralement le plus de résistance aux réactifs. Dans ces cas là, les testicules ont été généralement fixés au liquide de Flemming, soit concentré, soit étendu (formule de Fol), puis colorés au carmin boracique ou à la cochenille, et montés dans la paraffine.

Les éléments séminaux ont toujours été scrupuleusement examinés à l'**état vivant**, afin de vérifier et de contrôler les données fournies par l'application des différents réactifs. Comme nous le verrons, en effet, on peut dire qu'il n'existe pas un seul réactif, soit fixateur, soit colorant, qui ne modifie pas plus ou moins fortement

Digitized by Google

la forme et les dimensions des cellules sexuelles, en particulier le protoplasma des spermatides, et le filament caudal des spermatozoïdes. Ajoutons que les mensurations et les croquis ont été pris autant que possible sur le vivant.

Mais il est rare que ce simple examen permette de distinguer autre chose que le contour des cellules et quelquefois du noyau. Pour se faire une idée de l'organisation cellulaire, il faut avoir recours à toute une série de réactifs, dont voici les principaux.

L'étude la plus importante est sans contredit celle du noyau cellulaire. Pour le mettre en évidence, nous avons généralement employé l'acide acétique en solution dans l'eau, d'une concentration variant de 0,1% à 2—3%. Cet acide a le grand avantage de faire ressortir très nettement le noyau, sans trop déformer le reste de la cellule. Il a en outre la qualité précieuse de dissoudre les couleurs d'aniline, aussi l'avons nous presque toujours additionné de violet de gentiane ou de Dahlia, suivant la formule de La Valette St. George, ou aussi de vert de méthyle (Carnoy).

Ces deux derniers colorants ont été presque exclusivement employés, après l'essai de toute une série de couleurs d'aniline, donnant des résultats généralement très inférieurs. Le Dahlia acétique surtout a l'immense avantage de fixer et de colorer en même temps d'une façon plus ou moins intense les différentes parties de la cellule. Le vert de méthyle a été seulement employé de préférence au Dahlia toutes les fois qu'il s'agissait de déterminer exactement la présence de l'élément nucléinien, et de le distinguer des nucléoles, noyaux accessoires, etc. qui restent incolores dans ce réactif.

J'ai essayé encore beaucoup d'autres moyens de fixation, dont les résultats ont été généralement inférieurs, quoique utiles dans certains cas. Ainsi l'on obtient souvent de belles préparations de spermatozoïdes par la fixation aux vapeurs osmiques, suivie de l'addition d'acide pyrogallique. Cette méthode, préconisée par A. Bolles Lee, donne de splendides colorations d'un noir violacé, et d'une grande netteté. Le chlorure de platine et le permanganate de potasse (Du Plessis) donnent aussi une bonne fixation: mais, comme l'a fait aussi remarquer Lee (47), ils rendent fort difficile toute coloration ultérieure.

Tous ces liquides cependant, fort bons pour l'étude du noyau, ne sont guère appropriés à l'étude du cytoplasme, ni surtout à celle du noyau accessoire. Ainsi ce dernier, comme l'a fort bien vu La Valette St. George (41), disparaît sous l'influence de l'acide acéti-

Digitized by Google

que, pour ne laisser à sa place qu'une vacuole transparente. Il faut dans ce cas recourir aux liquides neutres, et LEE a proposé une solution neutre de Dahlia dans l'eau de mer. Malheureusement, cette matière colorante y est extrêmement peu soluble, et l'on obtient difficilement des colorations d'une intensité suffisante. Après de nombreux essais, je suis arrivé à trouver un réactif qui n'altère pas les différentes parties de la cellule, tout en permettant une bonne coloration. C'est le chlorure de manganèse; je l'emploie simplement en solution aqueuse à 5—10%, additionnée de quelques gouttes d'une solution concentrée de Dahlia dans l'eau. Ce liquide dissout le Dahlia un peu mieux que l'eau de mer, et surtout met admirablement en évidence toutes les parties constituantes de la cellule. Il suffit de dilacérer une portion du testicule dans une gouttelette de ce liquide placée sur le porte-objet, pour obtenir d'excellentes préparations. Le noyau des spermatides se colore généralement en bleu, le Nebenkern en violet, et le cytoplasme prend une légère teinte violacée. Le seul défaut de ces préparations est de n'être pas durables, comme du reste la plupart des préparations faites directement sur le porte-objet avec des matériaux frais. On pourra cependant fort bien les conserver quelques jours, en empêchant l'évaporation du liquide par un lutage à la paraffine.

En résumé, nous avons toujours étudié la spermatogénèse sur du matériel frais, en observant en premier lieu les éléments vivants, puis en faisant agir les réactifs sous le microscope même, afin de suivre constamment les modifications qu'ils font subir aux cellules. C'est la seule manière d'éviter souvent de grossières erreurs, et les travaux faits uniquement sur des matériaux plus ou moins bien conservés, sont toujours sujets à caution. Pour se faire une idée des transformations que peuvent faire subir les réactifs aux éléments séminaux, j'ai reproduit (pl. 8 fig. 30—53) les différents aspects que prennent les spermatozoïdes d'un Oursin sous l'influence de la plupart des fixateurs usuels. On se rendra compte des différences profondes de forme et de dimensions qu'ils subissent, de la réfringence relative du noyau et du Nebenkern, si variable, que l'on comprend jusqu'à un certain point que l'on ait pu les prendre l'un pour l'autre; et cependant, le spermatozoïde de l'Oursin est un de ceux qui, à ma connaissance, se déforment le moins sous l'influence des réactifs.

Ajoutons encore que ces recherches ont été faites avec un excellent objectif apochromatique 2,5 mm, immersion à eau, de la

Digitized by Google

maison C. Zeiss. Dans quelques cas délicats j'ai employé en outre un apochromatique $^1/_{12}$ inch à immersion homogène (Ouv. Num. 1, 40) de Powell et Lealand.

I. Spermatogénèse chez les Echinides.

Méthode employée.

Ces recherches ont été faites pendant les mois de janvier et de février. Si à cette époque on ouvre le premier Oursin venu, l'on est à peu près sûr de trouver les glandes génitales pleines de produits sexuels à un état plus ou moins avancé de maturité. Les spermatozoïdes mûrs sont surtout fort abondants, tandis qu'il est souvent assez difficile de trouver des cellules séminales en voie de développement. Il faut pour cela choisir des individus chez lesquels les glandes génitales sont encore petites; en dilacérant alors une portion du testicule dans une goutte d'eau de mer, on obtiendra des préparations renfermant souvent des spermatozoïdes à des degrés assez variés de développement; c'est en même temps le meilleur moyen pour se rendre un compte exact de la forme et des dimensions des éléments spermatiques. Pour mettre en évidence les parties constituantes de la cellule, j'ai presque constamment employé le chlorure de manganèse, en solution à 10 % dans l'eau, et saturé de Dahlia.

Ce liquide a le grand avantage de faire apparaître nettement le noyau et le Nebenkern, sans endommager la partie cytoplasmique de la cellule. Les spermatozoïdes y vivent encore pendant quelques instants, et prennent souvent une bonne coloration nucléaire avant d'être complétement fixés. Au bout d'un moment cette coloration s'accentue, et l'on voit alors le noyau coloré en bleu foncé, se distinguant nettement du Nebenkern, qui a pris une teinte violette, tandis que le cytoplasme reste à peu près incolore.

Parmi les autres réactifs employés, et qui donnent des résultats analogues, quoique inférieurs, je citerai le chlorure de zinc, en solution à 5 %; et le chlorure de platine à 1 %, qui fixe instantanément et avec beaucoup de fidélité, mais qui ne permet guère de coloration ultérieure.

Pour l'étude spéciale du noyau j'ai employé l'acide acétique à 1 ou 2 % additionné d'une petite quantité soit de Dahlia, soit de vert de méthyle. Je me suis toujours servi de ce dernier colorant, lorsqu'il s'agissait de déterminer exactement la place de l'élé-

Digitized by Google

ment nucléinien; il convient, dans ce cas, de laisser une portion du testicule pendant quelques heures dans une solution concentrée de vert de méthyle acide, puis de la décolorer pendant un temps égal dans l'acide acétique dilué, que l'on change plusieurs fois. Si l'on examine alors les cellules séminales, on s'aperçoit que la nucléine seule est colorée en vert foncé, tandis que tout le reste de la cellule, caryoplasma, noyau accessoire, nucléoles etc. est absolument incolore. Cette méthode, introduite par CARNOY, m'a toujours paru un moyen de contrôle indispensable, pour suivre sans se tromper les modifications de l'élément nucléaire. C'est à ma connaissance le seul réactif colorant dont la faculté élective soit aussi précise et constante, et je suis convaincu que dans l'étude de la spermatogénèse, beaucoup d'erreurs auraient pu être évitées par l'emploi systématique de ce réactif.

Comme moyen de contrôle, j'ai employé toutes les fois que cela était possible, les dissolvants de la nucléine, en particulier la soude ou la potasse caustique, en solution étendue dans l'eau. Toutes ces réactions se font, du reste, avec une grande facilité sous le microscope en déposant au bord de la lamelle une goutte du liquide que l'on soutire de l'autre côté avec un morceau de papier buvard, procédé trop connu pour que j'aie à m'y arrêter.

A titre de curiosité, j'ai soumis les spermatozoïdes de l'Oursin à l'action de toute une série de réactifs fixateurs. Les résultats, reproduits pl. 8, fig. 30—53, montrent d'une manière évidente l'extrême délicatesse de ces éléments, et la nécessité d'une bonne méthode jointe à l'examen à l'état vivant si l'on veut éviter de nombreuses erreurs.

Spermatogénèse.

J'ai étudié simultanément les espèces suivantes:

1) *Strongylocentrotus lividus* Brandt;
2) *Arbacia pustulosa* Gray;
3) *Echinus microtuberculatus* Blainv.;
4) *Sphaerechinus granularis* Ag.;
5) *Spatangus purpureus* Müll.

Les spermatozoïdes de ces espèces ayant une grande analogie, et leur développement n'offrant que des différences insignifiantes, je décrirai seulement ces phénomènes tels qu'ils se présentent

Digitized by Google

chez *Strongylocentrotus lividus*, qui est, de toutes ces espèces, la plus commune et la plus facile à se procurer.

Mon intention n'étant pas, comme je l'ai dit plus haut, d'étudier les premières phases de la spermatogénèse, nous passerons rapidement sur le développement des spermatocytes, pour nous arrêter plus longuement sur l'évolution des spermatides et la formation des spermatozoïdes; en outre, quelques observations sur la fécondation chez ces animaux nous renseigneront sur le rôle physiologique des différentes parties constituantes du spermatozoïde.

Les spermatocytes (pl. 8 fig. 1) sont, chez l'Oursin, des cellules sphériques, d'un diamètre variant de 8—12 μ, renfermant un gros noyau sphérique de 6—8 μ. Ce dernier paraît entièrement rempli d'un fin réticulum de nucléine très enchevêtré, à l'intérieur duquel on remarque un petit nucléole arrondi et réfringent. Ces cellules se divisent activement par caryocinèse (pl. 8 fig. 2—3), pour donner naissance aux spermatides; il faut remarquer cependant, qu'après un certain nombre de divisions cinétiques, on observe quelquefois, avant la formation des spermatides proprement dites, une dernière division qui ne se fait pas par cinèse, mais par simple étranglement du noyau. Dans ce cas, c'est le noyau seul qui se divise, pour donner ainsi naissance à une cellule binucléée, destinée à produire deux spermatozoïdes qui ne se sépareront que plus tard. Nous aurons à revenir sur cette question; occupons nous maintenant de la spermatide isolée et normale, telle qu'elle se présente à la fin de la dernière division.

Les spermatides (pl. 8 fig. 5) se distinguent des spermatocytes d'abord par leurs dimensions plus faibles (7—8 μ), et surtout par la constitution de leur noyau. Ce dernier en effet, qui présentait auparavant une structure assez compliquée, tend de plus en plus à devenir homogène. Le nucléole a disparu, et le réticulum de nucléine se dissout complétement dans le caryoplasma pour former une gouttelette homogène et réfringente, entourée seulement d'une mince membrane nucléaire. Comme nous le verrons plus tard, ce fait se rencontre constamment au moment où commence la formation du spermatozoïde. A côté du noyau, le cytoplasma de la spermatide, finement granuleux, renferme encore un certain nombre de granulations très réfringentes. Ces petits globules, au nombre de 2—6, paraissent provenir des restes du fuseau de la dernière division, et sont analogues aux cytomicrosomes décrits par Prenant (71) dans les cellules sexuelles des Reptiles.

Digitized by Google

Prenons donc pour point de départ la spermatide ainsi constituée, et suivons maintenant pas à pas sa transformation en spermatozoïde.

La partie du zoosperme qui apparaît en premier lieu est le filament caudal. On voit sortir de la spermatide un fil d'abord excessivement fin, puis s'épaississant à mesure que sa longueur augmente, et cela de la manière suivante: le cytoplasme de la cellule se met à couler le long de ce filament pour aller former à son extrémité une petite gouttelette, qui diminue à mesure que la queue se développe. Le volume primitif de la spermatide a diminué alors de la quantité expulsée pour la formation de la queue; il est donc évident que cette dernière est formée uniquement aux dépens du protoplasma cellulaire, et que le noyau n'y entre pour aucune part. Celui-ci en effet, pendant toute la génèse du filament caudal, est resté stationnaire et n'a pas changé de volume. En outre, pendant toute la première partie du développement, il n'est pas relié directement à la queue et ce n'est que plus tard, lorsque cette dernière est entièrement formée, qu'ils se soudent ensemble.

La queue se forme donc peu à peu par l'écoulement du cytoplasme de la spermatide (pl. 8 fig. 6—10); mais avant qu'elle soit arrivée à son entier développement, il se passe à l'intérieur de la cellule les phénomènes suivants.

Nous avons dit que la spermatide renfermait primitivement un certain nombre de petits granules réfringents, les cytomicrosomes. Ces granules, au nombre de 4 à 6, se fusionnent ensemble pour former d'abord deux, puis finalement un seul globule d'apparence homogène, ayant un diamètre de 2 μ environ (pl. 8 fig. 6—8); c'est le noyau accessoire, ou Nebenkern, qui examiné sur des cellules vivantes, ressemble beaucoup au noyau, à côté duquel il se trouve, et avec lequel on pourrait le confondre à première vue. Sa constitution chimique est cependant tout autre, ainsi que l'on peut s'en convaincre facilement en soumettant les cellules à l'action du Dahlia acétique, par exemple, qui colore le noyau véritable en violet foncé, tandis que le Nebenkern reste incolore et se distingue à peine du cytoplasme environnant. Le noyau accessoire ainsi formé persiste dans la cellule jusqu'à l'achèvement complet du filament caudal auquel, de même que le noyau, il reste absolument étranger.

Au sujet de l'origine du Nebenkern, nous sommes donc, comme on le voit, pleinement de l'avis de Platner (55), et de Prenant (71), qui admettent que ce corpuscule n'est pas expulsé directement

Digitized by Google

du noyau, mais qu'il provient du dernier fuseau de division des spermatocytes, dont la partie achromatique de l'ancien noyau est restée dans le protoplasma cellulaire sous forme de granulations qui en se fusionnant forment le Nebenkern. Il est probable, en outre, que le corpuscule polaire du fuseau cinétique entre aussi dans la composition du Nebenkern, comme l'a décrit PLATNER (61) chez les Lépidoptères; je n'ai pas pu m'en assurer cependant d'une manière certaine, ne m'étant pas occupé spécialement du processus de la caryocinèse.

Il est facile de vérifier, en outre, que le noyau ne prend aucune part à la formation du Nebenkern, car pendant tous ces phénomènes, il reste quiescent, et son volume est le même avant qu'après (pl. 8, fig. 6—8). Jusqu'à ce moment, le noyau a conservé sa forme sphérique, mais bientôt il commence à s'allonger dans l'intérieur de la cellule, et prend peu à peu une forme conique. Le sommet du cône nucléaire se trouve alors placé près du point de naissance du filament caudal, tandis que le noyau accessoire se trouve du côté opposé, à la base du cône nucléaire, et un peu de côté (pl. 8 fig. 9 et 13).

La cellule entière, qui jusqu'à présent était sphérique, s'allonge un peu pour suivre le mouvement d'allongement du noyau. Son volume est encore assez considérable, mais il va diminuer rapidement. En effet le cytoplasme continue à couler le long du filament caudal. Il va former à son extrémité une gouttelette, aux dépens de laquelle la queue continuera à se développer. On observe souvent le long du filament deux ou trois petites gouttelettes en voie d'acheminement vers l'extrémité, où elles diminuent de volume à mesure que la queue s'allonge (pl. 8 fig. 13, 14, 17).

Au bout d'un certain temps, et lorsque le filament caudal a atteint son complet développement, le protoplasma cellulaire a complétement disparu autour du noyau. De là résulte que la partie antérieure de la queue, primitivement séparée du noyau par une couche de cytoplasme, se trouve maintenant appliquée contre lui, et paraît ainsi fixée au sommet du cône nucléaire, tandis que le Nebenkern reste attaché à l'extrémité opposée du noyau, c'est-à-dire à la base du cône (pl. 8 fig. 18). C'est cette apparence qui a fait croire à CARNOY (N° 10, pag. 225), que la queue partait de la pointe du cône nucléaire, qui formerait ainsi la partie postérieure de la tête du spermatozoïde, tandis que la base du cône serait située en avant dans le spermatozoïde mûr. Mais si l'on examine attentivement de

Digitized by Google

profil un spermatozoïde ainsi constitué, on peut se convaincre qu'il n'en est rien, et que l'on a affaire à un zoosperme qui n'a pas encore achevé son développement. En effet on voit alors clairement (pl. 8 fig. 18) que le filament caudal, au lieu de se terminer à la pointe du noyau, se continue sur toute sa longueur jusqu'à la base du cône.

Cette portion de la queue, appliquée contre le noyau, est formée évidemment par le reste du protoplasma de la spermatide. Quant à la membrane cellulaire, elle a peu à peu disparu, en se dissolvant probablement dans le cytoplasme, et l'on n'en retrouve plus aucune trace dans le spermatozoïde.

A ce degré de développement, la queue est déjà animée de mouvements très rapides, ce qui a pu faire croire que cette forme était celle des spermatozoïdes mûrs. Il n'en est rien cependant; car nous assistons bientôt au phénomène suivant: la portion antérieure de la queue, qui était jusqu'à présent appliquée contre la tête du spermatozoïde, s'en détache peu à peu. La pointe du cône nucléaire se sépare ainsi du filament caudal, et l'on voit distinctement que ce dernier reste attaché à la tête par la base du noyau, à l'endroit où se trouve fixé le Nebenkern. La tête du spermatozoïde se retourne donc complétement; le filament caudal, qui paraissait fixé à la pointe de la portion céphalique, se montre maintenant sous son véritable aspect, et part de la base du noyau (pl. 8 fig. 19).

Ce phénomène de redressement du spermatozoïde n'a pas toujours lieu au même degré de développement.

Dans certains cas ce retournement ne s'opère, comme nous venons de voir, que lorsque le filament caudal est entièrement formé, et qu'il ne reste plus de protoplasma autour du noyau. Mais il arrive souvent aussi que le redressement a lieu beaucoup plus tôt, lorsqu'il reste encore une notable quantité de cytoplasme dans la spermatide. L'évolution se produit alors lentement et d'une façon bien nette (pl. 8 fig. 15, 16). Lorsque le spermatozoïde est entièrement redressé, la dernière gouttelette de cytoplasme coule alors le long du filament caudal dont elle achève la formation.

Dans tous les cas, que ce soit au commencement de la formation du spermatozoïde ou près de la fin seulement, ce redressement a toujours lieu, et le zoosperme mûr a toujours la pointe du cône céphalique située en avant, et opposée à la queue.

Pour plus de certitude, j'ai opéré la fécondation artificielle, et j'ai eu nombre de fois l'occasion d'observer la pénétration du zoosperme

Digitized by Google

dans l'œuf. C'est toujours avec la pointe du cône céphalique placée en avant que la pénétration a lieu, tandis que les spermatozoïdes dont le redressement ne s'est pas encore effectué sont incapables de féconder, ce qui du reste était facile à prévoir à première vue.

Arrivé à ce degré de développement, le spermatozoïde paraît formé de 3 parties distinctes (pl. 8 fig. 19, 20): une antérieure, la tête, formée exclusivement par le petit cône nucléaire: une médiane, que nous nommerons le segment intermédiaire, formée par le Nebenkern; et enfin une postérieure, le filament caudal, dérivant du cytoplasme de la spermatide.

La tête du spermatozoïde a, comme nous l'avons déjà dit, la forme d'un cône à pointe effilée, long du 6 μ environ et large de 2 μ à sa base. Il est d'aspect homogène et fortement réfringent, cet aspect provenant de ce que le boyau nucléinien s'est peu à peu dissout dans le plasma nucléaire pour former ainsi une masse homogène où ces deux éléments sont intimement mélangés. La membrane nucléaire persiste toujours autour du cône céphalique, mais elle est très mince, et pour la mettre en évidence, il est nécessaire de soumettre les spermatozoïdes à l'action d'un réactif dissolvant la nucléine, la soude caustique par exemple. La membrane reste intacte, et l'on en constate alors aisément la présence.

Le segment intermédiaire, ou segment moyen, mérite une mention spéciale, et réclame une étude attentive. Nous avons vu qu'il se forme par la fusion des granulations répandues dans le protoplasma cellulaire, les cytomicrosomes de Prenant, qui ont été éliminés lors de la dernière division cinétique. Le Nebenkern, quoique formé dans le cytoplasma de la spermatide, sans le secours du noyau, a cependant une origine nucléaire: il provient de la partie achromatique du noyau (caryoplasma) du spermatocyte. Arrivé à son complet développement, il présente un aspect homogène, et ressemble beaucoup au noyau. Il s'en distingue cependant par sa réfringence plus faible, et par la façon dont il se comporte vis-à-vis des réactifs colorants. Il suffit de soumettre le spermatozoïde à l'action du vert de méthyle acide pour se convaincre que le cône céphalique est le vrai noyau, et renferme seul de la nucléine, tandis que le noyau accessoire ne contient que du plasma incolore. C'est, comme nous le verrons plus loin, une formation secondaire, destinée à l'élimination des parties de la cellule séminale lesquelles, de nécessaires qu'elles étaient pour la caryocinèse, sont devenues inutiles lorsque la dernière division s'est effectuée, et qui n'a aucune

Digitized by Google

importance pour la fécondation: c'est un corpuscule de rebut. Mais gardons nous bien de l'assimiler aux globules polaires de l'œuf, comme cela a été admis par quelques auteurs. En effet on sait maintenant que la formation des globules polaires est une véritable division cinétique, dans laquelle le noyau se partage en deux parties égales. Le globule polaire est donc un véritable noyau renfermant de la nucléine, tandis que le noyau accessoire du spermatozoïde en est totalement dépourvu, et ne renferme qu'un plasma incolore. On commettrait donc une grave erreur en le considérant comme une sorte de globule polaire mâle.

Le segment moyen est fixé immédiatement en arrière du cône céphalique, sous la forme d'une petite sphère de 2 μ environ de diamètre. Il sert d'intermédiaire entre la tête et la troisième partie du spermatozoïde, le filament caudal, que nous allons étudier rapidement.

Chez tous les Oursins, la queue du spermatozoïde est filiforme. Sa longueur est d'environ 50 μ, et son diamètre n'a guère qu'un à deux dixièmes de μ. Elle paraît formée d'un seul fil, et je n'ai jamais pu la décomposer en fibrilles comme l'a fait Ballowitz (2—5) pour les spermatozoïdes, plus gros il est vrai, de beaucoup d'animaux. A première vue, le filament caudal paraît fixé à l'extrémité postérieure du segment moyen. Mais si on l'examine attentivement, on verra qu'il traverse le Nebenkern, et vient se fixer à la base même du cône céphalique. Ce mode d'attache offre une bien plus grande solidité, pour résister aux mouvements ondulatoires très vifs dont la queue du spermatozoïde mûr est animée.

Telle est la manière dont s'accomplit la spermatogénèse chez les Oursins. Souvent cependant on observe de légères variantes dans le mode de développement. Ainsi il arrive fréquemment que lors de la dernière division des spermatocytes, les jeunes spermatides ne se séparent pas complétement. On voit alors (pl. 8 fig. 11 et 12) une grosse cellule à deux noyaux, dans laquelle se développent bientôt deux noyaux accessoires, et qui formeront, par le processus décrit plus haut, deux sperma ozoïdes qui ne se sépareront qu'à un degré plus ou moins avancé de maturité. Ce cas se présente du reste assez rarement chez les Oursins.

Nous avons décrit le développement des spermatozoïdes chez le *Strongylocentrotus lividus* Brdt. Ce développement est presque identiquement le même chez tous les Échinides que j'ai étudiés. Je ne m'y étendrai donc pas, et j'ai figuré seulement les spermatozoïdes mûrs de deux ou trois autres espèces communes dans la Méditer-

Digitized by Google

ranée (pl. 8 fig. 24—29). On verra qu'ils ne diffèrent pas sensiblement les uns des autres[1].

Il me reste à parler maintenant d'un phénomène fort curieux dont j'ai été témoin sur les spermatozoïdes du *Strongylocentrotus*: dans la grande majorité des cas, le spermatozoïde mûr a l'aspect que nous venons de décrire, et se compose de trois parties bien distinctes, tête, segment intermédiaire et queue. C'est sous cette forme qu'il pénètre dans l'œuf, et opère la fécondation. Mais il peut arriver que l'évolution du zoosperme ne s'arrête pas là. J'ai souvent observé en effet, sur des Oursins récoltés à la station zoologique de Villefranche pendant les mois de janvier et février le phénomène suivant.

Le segment intermédiaire, formé comme nous l'avons vu par le Nebenkern, se détache du cône céphalique et tombe (pl. 8 fig. 21). Il ne reste plus alors que des spermatozoïdes composés de deux parties seulement, la tête et la queue (pl. 8 fig. 22), et l'on voit dans le liquide séminal, à côté de cette nouvelle forme de zoospermes, des globules réfringents qui ne sont que les noyaux accessoires éliminés, et qui ne tardent pas à disparaître.

Cette forme représente donc un degré de développement plus avancé. Il restait à savoir si ce n'était pas un cas anomal, et si des spermatozoïdes ainsi constitués étaient capables de féconder l'ovule. J'en ai fait l'expérience, et j'ai eu l'occasion d'observer plusieurs fois la pénétration dans l'œuf de ces spermatozoïdes sans segment moyen. La fécondation s'est toujours opérée normalement, et le fractionnement de l'œuf s'est effectué comme d'habitude. On peut donc admettre comme démontré que chez cet Oursin le noyau accessoire joue un rôle tout à fait secondaire, et que sa présence n'est absolument pas nécessaire à la fécondation, cette dernière pouvant s'accomplir indistinctement avec des spermatozoïdes possédant un segment moyen ou avec d'autres qui en sont privés.

Nous avons encore dans le phénomène d'élimination du Nebenkern une preuve de plus que le point d'attache du filament caudal est situé sur le cône céphalique même, sinon le segment moyen, en tombant, entraînerait la queue avec lui, ce qu'on n'observe jamais.

[1] Chez un Echinothuride (*Asthenosoma*) observé dernièrement aux Moluques, j'ai vu la spermatogénèse s'effectuer de la même façon. Les spermatozoïdes mûrs rappellent ceux des autres Échinides; ils sont seulement plus effilés. Le cône céphalique a 7 μ de longueur sur 1 μ de base. Il est suivi d'un segment moyen sphérique de 1 μ de diamètre et d'une queue filiforme très fine.

Digitized by Google

Je parlais plus haut du redressement du spermatozoïde, qui s'effectue à des périodes assez variables de son développement. J'ai observé plusieurs fois le cas où ce phénomène n'avait lieu qu'après élimination du Nebenkern, donc à maturation complète (pl. 8 fig. 23). Ce sont alors les mouvements saccadés de la queue qui provoquent ce redressement d'un seul coup.

Fécondation.

J'ajouterai encore quelques mots sur l'acte de la fécondation chez les Échinides, sans m'attarder à la décrire en entier, ce qui serait inutile après les beaux travaux de Fol (22), de Selenka (76) et des Hertwig, et m'écarterait trop de mon sujet. Je veux donner ici seulement quelques considérations sur la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, et sur son rôle dans la fécondation. Deux mots d'abord sur la technique.

Fol (N° 22, p. 88) recommande pour l'étude de la fécondation, l'emploi d'un compresseur à lames parallèles. Il place une goutte de sperme dilué sur le porte-objet et une goutte d'eau contenant les ovules sous le couvre-objet; puis en rapprochant les deux lames de verre sous le microscope il met les deux gouttes en contact. Ce dispositif me paraît très mauvais, et voici pourquoi.

Qu'arrive-t-il en effet lorsque les deux gouttelettes sont mises en contact? Comme le décrit Fol, les ovules plus denses que l'eau descendent, et les zoospermes remontent en nageant à leur rencontre. Il arrivera ainsi 9 fois sur 10 que cette rencontre aura lieu près du pôle de l'œuf opposé à l'œil de l'observateur et que la pénétration du zoosperme sera impossible à observer. Il n'est pas étonnant que cet auteur n'ait pu arriver à voir la pénétration qu'après des mois d'essais infructueux, comme il le dit lui-même. Voici un dispositif plus simple, qui permet d'observer la fécondation sans tâtonnements ni perte de temps.

On dépose une goutte d'eau contenant les ovules sur le porte-objet. On recouvre d'un couvre-objet, puis on dépose d'un côté une gouttelette de sperme dilué, tandis qu'on aspire l'eau du côté opposé de la lamelle avec un petit morceau de papier buvard; cette opération se fait avec la plus grande facilité sur la platine du microscope. Qu'arrive-t-il alors? Les spermatozoïdes, étant attirés horizontalement, viennent toucher l'œuf de côté, c'est-à-dire à l'endroit le plus propice à l'observation. Grâce à cette méthode élémentaire

Digitized by Google

on peut souvent dans une seule préparation, observer la pénétration des zoospermes dans sept ou huit ovules. On pourra aussi facilement rendre sa préparation permanente en faisant passer un réactif fixateur au moment précis où on le désire, puis en colorant sous la lamelle, toujours par le même moyen d'aspiration. Les œufs, très légèrement comprimés entre les deux lames de verre, resteront immobiles pendant toutes ces manipulations.

Étudions maintenant rapidement l'acte de la fécondation. Un spermatozoïde vient s'implanter, la pointe en avant, dans la membrane de l'œuf. Aussitôt, par un mécanisme non encore expliqué, la membrane vitelline se gonfle énormément et acquiert en une ou deux minutes une grande épaisseur. Ce phénomène est destiné, comme l'a montré Fol (22), à empêcher la pénétration de plus d'un seul spermatozoïde dans l'œuf. La membrane vitelline est traversée, au point où se trouve le zoosperme, par un fin canal occupé par la queue, dont la partie postérieure, située en dehors, continue à se mouvoir rapidement. Mais bientôt ces mouvements se ralentissent pour cesser tout à fait au bout d'un moment. Pendant ce temps, la tête du spermatozoïde a avancé. Après avoir traversé la membrane, elle a pénétré dans l'intérieur du vitellus, et marche à la rencontre du noyau femelle.

Étudions d'abord le cas d'un zoosperme dépourvu de segment moyen, et composé seulement de deux parties, la tête et la queue. Ce cas ne se présente que rarement, il est vrai, mais comme il est le plus simple, nous nous en occuperons d'abord.

Le spermatozoïde commence donc à progresser dans l'intérieur du vitellus. Le cône céphalique a encore gardé tout à fait sa forme primitive; il traîne à sa suite le filament caudal, dont une partie est encore à l'extérieur de l'œuf, et dont les mouvements aident à la progression en avant, due aussi probablement en partie à une attraction interne.

Arrivé à une certaine distance du noyau femelle, le zoosperme s'arrête, pour se transformer en pronucléus mâle (Fol). A ce moment le cône céphalique se détache de la queue, puis il se gonfle et prend une forme sphérique. C'est dans ce nouvel état qu'il va se remettre en marche à la rencontre du pronucléus femelle, avec lequel il se fusionnera, phénomène que nous n'avons pas à étudier ici.

La queue du zoosperme se trouve toujours en partie dans le vitellus, en partie à l'extérieur de l'œuf. La portion interne se dissout lentement dans le vitellus, tandis que la partie externe

Digitized by Google

disparaît peu à peu. Il est à remarquer que la longueur de la portion du filament caudal introduite dans l'œuf varie chaque fois. En effet, le noyau femelle est toujours placé excentriquement dans l'œuf, donc suivant le point de pénétration, le zoosperme aura un trajet plus ou moins long à parcourir pour se réunir au noyau femelle. Or, comme la séparation du cône céphalique de la queue, et sa constitution en pronucléus mâle a toujours lieu à une distance assez constante du pronucléus femelle, il en résulte forcément que la distance au contraire du noyau mâle à la périphérie, c'est-à-dire la longueur de la queue introduite dans l'œuf, variera dans d'assez grandes limites.

Analysons maintenant le rôle des deux parties du zoosperme dans la fécondation.

Nous avons vu que la tête, c'est-à-dire le cône antérieur du zoosperme, est formée uniquement par le noyau de la cellule sexuelle. Nous avons pris le cas d'un spermatozoïde sans segment moyen, c'est donc la tête seule qui se transforme en pronucléus mâle, c'est-à-dire en un noyau normalement constitué, possédant une membrane externe, un caryoplasma incolore et un élément nucléinien. Ce dernier s'était dissout dans le plasma nucléaire pendant la formation du spermatozoïde; maintenant que le noyau mâle a pénétré dans l'œuf, il se condense de nouveau en un boyau chromatique comme précédemment. Ce phénomène de dissolution de la nucléine dans le plasma nucléaire, que l'on observe chez la plupart des spermatozoïdes dans le règne animal, n'est que passager dans l'évolution de la cellule séminale, et résulte évidemment d'une adaptation secondaire utile à l'acte de la fécondation. En effet la formation du boyau nucléinien est nécessaire à la division par caryocinèse. Tant que les cellules sont en voie de division, au stade de spermatocytes par exemple, nous observons un boyau nucléinien. Au contraire, dès que les spermatides ont pris naissance, le rôle physiologique du noyau change. Il ne s'agit plus pour lui de se diviser, mais bien de prendre la forme la plus propice pour pénétrer dans l'œuf. Le boyau devenu inutile se dissout, et permet alors au noyau de la spermatide, maintenant homogène, de prendre facilement la forme qu'il doit avoir pour opérer la fécondation. Enfin, une fois arrivé dans l'œuf, il reprend sa forme primitive pour se conjuguer avec le noyau femelle et donner naissance à un nouvel organisme.

C'est donc un noyau normalement constitué qui pénètre dans l'œuf et opère la fécondation. Mais on pourrait objecter que ce

Digitized by Google

n'est pas seulement un noyau, car la queue du spermatozoïde est entrée aussi dans l'œuf à la suite du cône céphalique. Ne joue-t-elle pas aussi un rôle dans la fécondation, et cet acte important n'est-il pas opéré par la fusion de deux cellules entières et non pas de deux noyaux seulement? Je ne le crois pas, et voici pourquoi.

En premier lieu, nous avons vu plus haut que la portion du filament caudal introduite dans l'œuf était très variable, suivant la place du noyau femelle. Ainsi, tandis que la quantité de protoplasma de la cellule femelle reste constante, celle de la cellule mâle est variable, ce qui tendrait à prouver déjà que son importance n'est pas grande dans la fécondation. En second lieu, comme le pronucléus mâle se détache de la queue et marche seul à la rencontre du pronucléus femelle, il ne peut pas y avoir de fusion entre ce dernier et la queue du spermatozoïde, qui est simplement dissoute dans le vitellus. Sa masse est donc incommensurablement petite par rapport à celle du protoplasma ovulaire et paraît tout à fait négligeable.

Il nous reste encore à considérer le cas où la fécondation est opérée par un spermatozoïde du type ordinaire, c'est-à-dire formé de 3 parties, tête, segment moyen et queue. C'est ce cas qui se présente le plus fréquemment, et j'ai à plusieurs reprises observé la pénétration de ces spermatozoïdes dans l'œuf.

La fécondation s'opère absolument comme dans le cas précédent jusqu'au moment de la formation du pronucléus mâle. Il ne restait plus qu'à élucider si le segment moyen, c'est-à-dire le Nebenkern, prend part à la formation du pronucléus ou s'il y reste étranger. Une observation attentive m'a montré que c'est la dernière hypothèse qui est la vraie. Arrivé dans l'œuf, le cône céphalique se détache en même temps de la queue et du segment moyen, et forme à lui seul le pronucléus mâle, tandis que ces deux dernières parties se dissolvent dans le vitellus.

Ainsi pour résumer, la fécondation proprement dite, c'est-à-dire la fusion du pronucléus mâle avec le pronucléus femelle, est toujours opérée chez les Échinides par le noyau de la spermatide transformée en spermatozoïde, et rien que par ce noyau. Le cytoplasma de la cellule séminale pénètre, il est vrai, partiellement dans l'œuf, mais ne joue aucun rôle important dans la fécondation. Enfin le segment moyen n'est qu'un corpuscule de rebut servant à éliminer des substances devenues inutiles; il n'a aucune

Digitized by Google

utilité pour l'acte de la fécondation, cet acte pouvant s'opérer normalement avec des zoospermes qui en sont privés.

Bibliographie.

La spermatogénèse des Oursins n'a fait, jusqu'à présent, l'objet d'aucune recherche spéciale. L'abondance de ces animaux dans toutes les mers les auraient certainement fait choisir depuis longtemps comme objet d'étude, si l'extrême petitesse de leurs éléments séminaux n'avait fait reculer les premiers observateurs, qui se tournèrent vers des formes animales possédant des spermatozoïdes plus gros et plus faciles à étudier.

Quelques auteurs cependant se sont occupés de la question plus ou moins superficiellement. Déjà en 1841, Kölliker (34) décrit les spermatozoïdes de l'*Echinus saxatilis*, et ajoute quelques remarques sur le développement de ceux de l'*Echinus esculentus*. Mais la description qu'il en donne est encore bien imparfaite, et il est impossible de reconnaître les spermatozoïdes d'un Échinide à l'examen de ses figures.

Dans ses belles recherches sur la fécondation, Fol (22) déclare que la tête du spermatozoïde ne provient pas du noyau de la cellule mère, mais seulement de sa partie protoplasmique. Il ajoute que le pronucléus mâle a tous les caractères d'un véritable noyau, quoique provenant uniquement de l'alliance des deux protoplasmes du spermatocyte et de l'œuf. Je ne sache pas, du reste, que Fol ait étudié spécialement la spermatogénèse des Échinodermes, et je ne doute pas qu'il n'ait abandonné aujourd'hui cette manière de voir, émise à cette époque sur des bases purement théoriques. Notons encore que Fol décrit les spermatozoïdes du *Toxopneustes lividus*, comme étant formés de deux parties, un cône céphalique régulier, avec le filament caudal implanté au milieu de la base du cône. Il ne parle pas de segment moyen. Comme on le voit, cette description concorde exactement avec celle que j'ai donnée des zoospermes sans segment moyen observés au laboratoire de Villefranche.

Selenka (76) qui a étudié à la même époque la fécondation chez un Échinide voisin, le *Toxopneustes variegatus*, nous donne une description du spermatozoïde mûr, sans s'occuper de son développement.

Digitized by Google

Il y distingue trois parties: la pointe (cône céphalique), le cou (segment moyen) et la queue; ce sont donc des spermatozoïdes du type ordinaire. Mais voici comment il décrit la fécondation. D'après lui le segment moyen se gonfle, marche à la rencontre du noyau femelle, avec lequel il se fusionne, tandis que le cône céphalique et la queue sont résorbés. Cette manière de voir est donc diamétralement opposée à la mienne.

Flemming (20) s'est occupé aussi de la fécondation chez les Oursins, dans un de ses nombreux travaux sur la cellule animale. Il n'étudie pas la spermatogénèse chez ces animaux, et décrit seulement le spermatozoïde mûr, composé de trois parties; pour lui, la portion que nous avons appelée segment intermédiaire n'a pas cette signification, et il la regarde seulement comme une partie postérieure de la tête. Lorsque le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf, cette partie postérieure, selon Flemming, se dissout avec la queue; ces deux parties réunies forment peut-être l'espace clair qui entoure la tête du spermatozoïde. Flemming est persuadé que c'est la nucléine de la cellule mâle qui est la matière fécondante par excellence; il admet comme possible, cependant, que les autres parties du spermatozoïde jouent aussi un rôle dans la fécondation. Mais il y a un point où je ne peux pas être de son avis, c'est lorsqu'il admet que le cône céphalique du zoosperme est formé uniquement par la nucléine du noyau. J'ai montré plus haut, en effet, que la tête du spermatozoïde, chez les Oursins, est un noyau complet.

Dans une étude de la fécondation et de ses rapports avec l'hérédité, O. Hertwig (30) admet que la tête du spermatozoïde provient directement du noyau du spermatocyte. Mais il se base sur un travail de Flemming (19) tendant à prouver que la tête du zoosperme n'est pas formée par le noyau tout entier, mais seulement par la nucléine de ce noyau. Ces observations avaient été faites, du reste, sur la Salamandre et non sur des Oursins. En outre, dans un travail plus récent, Flemming (21) est revenu de cette manière de voir, et il admet maintenant que le noyau tout entier est employé à la formation du spermatozoïde. Cette réserve faite, l'étude de Hertwig renferme beaucoup de faits et d'idées intéressants que je ne peux que confirmer. Je crois aussi du reste que c'est par la nucléine du noyau mâle que se transmet le principe héréditaire, et cette théorie offre une grande vraisemblance, mais il est bien difficile, pour ne pas dire impossible, de déterminer expérimentalement si les

Digitized by Google

autres parties du noyau, et principalement le caryoplasma. ne jouent pas aussi un rôle important, quoique probablement secondaire, dans la fécondation. Quant au filament caudal, HERTWIG admet aussi que ce n'est qu'un organe locomoteur, ne jouant aucun rôle dans la fécondation proprement dite.

Citons encore parmi les travaux relatifs aux Échinides quelques mots de CARNOY (10) dans sa Biologie cellulaire. Cet auteur décrit les spermatozoïdes de *Toxopneustes lividus* comme ayant le filament caudal implanté au sommet du cône, et non à sa base, et il ajoute que c'est dans cette position que le spermatozoïde pénètre dans l'œuf. J'ai décrit plus haut en détail le phénomène du redressement qui a évidemment échappé à CARNOY. J'ajouterai que sur des spermatozoïdes mûrs, il arrive aussi parfois que, grâce aux mouvements violents de la queue, cette dernière vient s'appliquer contre le cône céphalique, produisant l'apparence décrite par cet auteur. Mais je n'ai jamais vu un spermatozoïde ainsi constitué pénétrer dans l'œuf et je doute que le cas puisse se présenter.

Pendant l'impression de ce travail vient de paraître un intéressant mémoire de H. FOL, intitulé: Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation (Arch. Sc. Physiq. Nat. Genève (3) Tome 25, N° 4, Avril 1891). Cet auteur décrit avec un soin minutieux les premières phases de la fécondation, et la formation du premier amphiaster dans l'œuf des Oursins. Au moment de la pénétration du zoosperme dans l'œuf, il se détache de la pointe du cône céphalique un corpuscule spécial, le spermocentre, tandis que le pronucléus ovaire possède aussi un corpuscule semblable, l'ovocentre. Cet ovocentre provenant du deuxième amphiaster polaire, on pourrait admettre a priori, et comme cela a été décrit par PLATNER chez les Lépidoptères (61), que le spermocentre provient aussi de l'aster de la dernière division cinétique des spermatides. Mais nous avons vu que le centrosome de cet aster est employé, de même que les autres cytomicrosomes, à la formation du Nebenkern, qui occupe dans le spermatozoïde mûr une position exactement opposée à celle que demanderait la théorie, et qu'il ne reste pas ici, comme cela a lieu chez les Lépidoptères, isolé à la pointe antérieure du spermatozoïde. On n'observe dans l'étude de la spermatogénèse de l'Oursin aucune partie différenciée à la pointe du cône céphalique du zoosperme; ce cône est formé entièrement par le noyau de la sperma-

Digitized by Google

tide, et s'il s'en sépare une portion après la pénétration dans l'œuf, il est difficile d'admettre que ce soit autre chose qu'un simple morceau du noyau, et non pas un corpuscule originairement distinct.

Quoi qu'il en soit, l'observation de Fol présente un grand intérêt, et il serait à désirer que l'étude de ce spermocentre soit reprise chez d'autres formes de spermatozoïdes, afin d'élucider si sa présence est constante, et s'il provient toujours, comme l'a décrit Platner pour les Lépidoptères, du centrosome de la dernière division cinétique. Comme nous venons de le voir, ce mode d'origine me semble peu probable dans le cas qui nous occupe ici.

II. Spermatogénèse chez les Siphonophores.

Méthodes employées.

Le mode opératoire pour l'étude de la spermatogénèse chez les Siphonophores est à peu de choses près le même que j'ai décrit déjà pour les Oursins. C'est toujours l'examen des éléments frais dans l'eau de mer qui en forme la base. Chez l'*Halistemma rubrum* Vogt, que j'ai plus spécialement étudiée, les testicules sont facilement reconnaissables à leur couleur plus ou moins laiteuse. Il suffit généralement d'agiter l'eau dans laquelle se trouve la colonie pour que les testicules se détachent et tombent au fond du bocal. On n'a plus alors qu'à les dilacérer sur le porte-objet dans une goutte d'eau de mer, soit pure, soit additionnée de Dahlia. On reconnaîtra facilement le degré de développement des spermatozoïdes à la couleur des capsules séminales. Celles qui ne renferment encore que des spermatocytes sont presque transparentes, tandis que celles qui contiennent des spermatozoïdes mûrs sont entièrement blanches et opaques.

J'ai fait cette étude avant mes essais sur le chlorure de manganèse comme réactif histologique, aussi j'ai essayé beaucoup de liquides qui m'ont donné généralement d'assez mauvais résultats. Pour l'étude du noyau, il n'y a aucune difficulté, le vert de méthyle ou le Dahlia dans l'acide acétique dilué conviennent parfaitement. Mais comme toujours ces réactifs ne valent rien pour la partie protoplasmique des cellules séminales. J'ai eu recours dans ce cas à la so-

Digitized by Google

lution de Ripart et Petit, recommandée par Carnoy, qu'on peut additionner de quelques gouttes d'acide osmique. Elle ne déforme pas trop les cellules, et le noyau se différencie assez nettement. Pour l'étude du filament caudal on obtient une très bonne fixation par la solution d'iode dans l'iodure de potassium; le noyau accessoire y apparaît aussi assez nettement, mais toute coloration subséquente est rendue très difficile.

Pour l'étude générale de la spermatogénèse, le meilleur liquide est encore l'eau de mer au Dahlia, recommandée par Lee, et dont j'ai déjà parlé à propos des Échinides. En l'additionnant d'une trace de Dahlia acétique, on obtient une solution un peu plus chargée de matière colorante, et qui fera mieux apparaître le noyau et le Nebenkern, sans ratatiner les cellules, ce qui est d'une grande importance.

Tous les autres réactifs usuels, tels que l'acide osmique, le sublimé, la liqueur de Flemming etc. donnent de mauvais résultats, de même que les préparations montées à la glycérine ou au baume. Les cellules séminales des Siphonophores sont beaucoup trop délicates pour se prêter à ces opérations, et ce n'est que sur des matériaux frais qu'on peut faire une étude de quelque valeur.

Développement des spermatozoïdes.

Ces recherches ont été faites à la station zoologique de Villefranche, pendant les mois de janvier à mars. Elles ont porté particulièrement sur un Siphonophore assez abondant dans cette baie, l'*Halistemma rubrum* Vogt. J'ai étudié aussi, mais plus superficiellement, les espèces suivantes: *Forskalia contorta* M. Edw., *Physophora hydrostatica* Forsk., *Gleba hippopus* Forsk. et *Praya maxima* Ggbr. Le développement des spermatozoïdes étant à peu près semblable dans toutes ces espèces, je le décrirai en détail seulement chez l'*Halistemma*.

Si l'on examine un testicule encore très jeune, on le trouve rempli de grosses cellules sphériques ou ovalaires (pl. 8 fig. 54) longues de 25 à 30 μ. Ce sont les cellules mères des spermatozoïdes (spermatogonies de La Valette).

Elles possèdent un gros noyau de 20 μ environ de diamètre, renfermant un boyau de nucléine bien visible, et un petit nucléole réfringent.

Digitized by Google

Ces cellules mères se divisent activement, et produisent un certain nombre de générations de cellules filles, on spermatocytes. Cette division se fait par caryocinèse (pl. 8 fig. 56). Les spermatocytes de la dernière génération (pl. 8 fig. 55) sont des cellules sphériques, de 12 μ de diamètre; leur noyau est assez considérable, et renferme un gros boyau de nucléine qui le remplit complétement. Ce boyau, d'un diamètre de 1,5 μ paraît être continu, et l'on peut facilement en suivre les circonvolutions en élevant ou abaissant la vis micrométrique.

Ces spermatocytes vont, en se divisant encore une fois, donner naissance aux spermatides, c'est-à-dire aux cellules qui se transformeront directement en spermatozoïdes. Cette dernière division paraît se faire non par caryocinèse, mais par simple étranglement du noyau, phénomène qui paraîtrait se présenter assez fréquemment chez les cellules sexuelles.

Les spermatides (pl. 8 fig. 57) ont un diamètre de 9—10 μ avec un noyau de 6—7 μ. Ce noyau, chez les spermatides jeunes, semble être encore finement réticulé. Le cytoplasme est clair et renferme un certain nombre de granules réfringents.

Étudions maintenant le développement du spermatozoïde aux dépens de cette cellule, et voyons d'abord ce qui se passe dans le noyau.

Le réticulum de nucléine disparaît, et tout le noyau prend un aspect homogène, dû au mélange intime de la nucléine et du caryoplasma. Nous avons déjà observé ce phénomène chez les Échinides: aussi ne nous y arrêterons-nous pas ici: constatons seulement que dès maintenant, et jusqu'à la maturité du spermatozoïde, il n'est plus possible d'apercevoir aucune structure dans l'intérieur du noyau, et que ses modifications se borneront à des changements de forme.

Pendant ce temps, il se passe un phénomène important dans le cytoplasme. Les granulations réfringentes qui y étaient répandues se fusionnent en une seule masse, qui devient un noyau accessoire (Nebenkern) (pl. 8 fig. 58). Ce dernier prend une forme sphérique, devient homogène, et se place latéralement contre le noyau, ce qui pourrait faire croire à première vue qu'il est d'origine nucléaire, tandis qu'un examen attentif nous a montré qu'il était formé uniquement par les granulations cytoplasmiques (cytomicrosomes de Prenant).

Jusqu'à ce moment, la cellule est restée sphérique. Elle va maintenant s'allonger pour former le filament caudal. A cet effet le

Digitized by Google

cytoplasme se rassemble sur un des pôles de la cellule, de telle sorte qu'il n'en reste, du côté opposé, qu'une très mince couche autour du noyau. La spermatide prend un aspect piriforme (pl. 8 fig. 59 et suiv.), puis cette protubérance cytoplasmique s'allonge de plus en plus en s'amincissant, pour former ainsi la queue du spermatozoïde.

Pendant ce temps le noyau est resté à peu près stationnaire; notons seulement que par suite de l'écoulement du protoplasme dans la queue, le Nebenkern se trouve maintenant comprimé contre le noyau, qui s'est légèrement invaginé à cet endroit pour lui faire place.

Outre le noyau et le Nebenkern, on observe encore dans les jeunes spermatozoïdes deux globules brillants situés contre le noyau, et vers le point d'origine du filament caudal (pl. 8 fig. 60 et suiv.). D'après leur position, ces deux globules paraîtraient provenir du noyau, mais ils ont, d'un autre côté, une grande analogie avec les cytomicrosomes qui donnent naissance au Nebenkern, et je crois qu'ils peuvent leur être assimilés. Ils paraissent avoir la même constitution chimique, et ne renferment, dans tous les cas, pas trace de nucléine. On peut s'en convaincre en colorant les spermatozoïdes au vert de méthyle acétique: le noyau seul se colore d'une manière intense, tandis que soit le noyau accessoire, soit les deux corpuscules restent incolores. Ce sont des formations purement plasmatiques. Maintenant proviennent-ils originairement du caryoplasma ou du cytoplasma de la spermatide, c'est ce que je n'ai pas pu élucider complétement. Il me paraît probable cependant que ce sont, comme les cytomicrosomes, des produits d'élimination de la dernière division caryocinétique des spermatocytes.

Bientôt ces deux globules se fusionnent en un seul, qui s'éloigne un peu du noyau et vient se placer exactement au point d'origine de la queue (pl. 8 fig. 63, 64). Cette fusion s'opère généralement assez tôt, quelquefois aussi lorsque la queue a déjà atteint un certain développement (fig. 65—66).

On observe ici, comme c'est du reste le cas pour la spermatogénèse de beaucoup d'animaux, d'assez grandes variations dans l'ordre du développement des différentes parties du spermatozoïde. Ainsi quelquefois la queue est déjà assez développée avant que le noyau accessoire soit constitué, tandis que dans la règle c'est l'inverse qui a lieu. On voit souvent aussi le développement des spermatozoïdes commencer avant que la dernière division des sper-

Digitized by Google

matocytes en spermatides soit complétement achevée. On observe alors une grosse cellule à deux noyaux (pl. 8 fig. 67) qui émet deux prolongements protoplasmiques opposés (fig. 68); les deux spermatozoïdes jumaux ne se séparent que lorsque les queues de cette cellule bipolaire ont atteint une grande longueur (fig. 69).

De toutes les parties de la cellule, le noyau est celle qui subit le moins de modifications, et dont le mode d'évolution est le plus constant. Pendant toute la durée de la formation du spermatozoïde, il reste homogène, réfringent, et dans une période de repos. On remarque seulement que de sphérique qu'il était primitivement, il devient ovalaire, puis s'aplatit d'un côté, pour procurer de la place au Nebenkern, qui se presse contre lui par suite de l'écoulement du protoplasme cellulaire. Il est facile de se convaincre que chez les Siphonophores, le noyau de la cellule sexuelle ne prend aucune part à la formation du filament caudal, et qu'il reste tout entier dans la tête du spermatozoïde.

Pour en revenir au développement de la queue, il suffit d'ajouter qu'elle s'allonge toujours plus en s'amincissant. On observe généralement à son extrémité un léger renflement protoplasmique (pl. 8 fig. 65) qui disparaît peu à peu. L'accroissement se fait ainsi à la fois sur toute la longueur par l'amincissement du filament, et à l'extrémité, au dépens de cette gouttelette. La partie antérieure de la queue reste encore un certain temps plus élargie que l'extrémité, en laissant voir à sa base le corpuscule brillant dont nous avons parlé (pl. 9 fig. 70); puis elle se condense aussi en un fin filament. Le corpuscule reste encore visible quelque temps (fig. 71—72), puis il finit par disparaître complétement, en se fusionnant probablement avec le Nebenkern, ce qui serait une preuve de plus à l'appui de leur origine commune. Ce ne serait alors qu'un cytomicrosome qui est resté individualisé plus longtemps que les autres. Nous verrons plus loin que les spermatozoïdes de *Gleba hippopus* nous confirmeront cette hypothèse.

Le spermatozoïde mûr se compose alors de deux parties bien distinctes (pl. 9 fig. 73—75): 1° la tête, ou corps, à peu près sphérique, et d'un diamètre de 5—6 μ: elle renferme deux éléments d'inégale grandeur, le noyau et le Nebenkern, dont la constitution paraît être semblable sur des spermatozoïdes frais; mais il suffit d'appliquer un colorant nucléaire tel que le vert de méthyle acide pour les distinguer nettement. On voit alors le noyau se colorer fortement, tandis que le Nebenkern, qui se distingue aussi par ses

Digitized by Google

dimensions plus faibles, reste absolument incolore. Autour de ces deux corpuscules, on voit encore la membrane cellulaire de la spermatide, très mince, enveloppant une faible couche de protoplasme dans laquelle le noyau et le Nebenkern sont immergés. C'est le reste du cytoplasme de la spermatide qui n'a pas été employé à la formation de la queue du spermatozoïde.

2° le filament caudal a une longueur de 70—80 μ. Il est très fin et visible seulement sous un fort grossissement. Son point d'insertion sur la tête se trouve en face du sillon qui sépare le noyau du Nebenkern. Il est animé de mouvements ondulatoires très rapides.

Pour résumer, les spermatozoïdes de l'*Halistemma* sont de véritables cellules, normalement constituées. Les spermatides ont seulement changé de forme, sans perdre aucune de leurs parties, et nous retrouvons chez le zoosperme mûr une membrane cellulaire, un cytoplasme, un noyau et un Nebenkern. La tête du spermatozoïde est donc ici une cellule entière et non pas seulement un noyau, tandis que la queue peut être considérée comme un appendice vibratile, dérivant du cytoplasme, et servant à la locomotion. Je n'ai malheureusement pas pu observer la fécondation et la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, je ne peux donc pas parler du rôle physiologique du noyau et du Nebenkern pendant cet acte. Dans tous les cas, ce spermatozoïde renferme un noyau normalement constitué, et pourvu de nucléine, il est donc probable que l'observation prouvera qu'il se fusionne avec le noyau femelle, comme cela a été établi déjà chez plusieurs formes animales.

J'ajouterai encore quelques mots sur les autres espèces que j'ai eu l'occasion d'étudier. Chez la *Physophora hydrostatica*, les spermatozoïdes sont tout à fait semblables à ceux d'*Halistemma*, sauf que leur taille est un peu plus considérable (7 μ); leur développement est le même. J'en dirai autant pour la *Forskalia contorta*. Chez la *Praya maxima* les spermatozoïdes sont aussi tout à fait analogues, mais le filament caudal se forme un peu différemment (pl. 9 fig. 77 et 78). Au lieu d'envoyer un large prolongement qui s'amincit ensuite, comme nous avons vu pour l'*Halistemma*, la spermatide émet un fin filament, le long duquel coulent les gouttelettes de protoplasme qui servent à le former. C'est le même mode de développement que nous avons vu chez les Échinides, et qui est du reste la règle dans la majorité des animaux. Nous observons aussi que chez la *Praya*, le Nebenkern se forme très tard, et l'on voit

Digitized by Google

très distinctement sa provenance directe des cytomicrosomes de la spermatide. Les spermatozoïdes mûrs ont une tête de 7—8 μ, c'est-à-dire un peu plus grosse que chez la plupart des Siphonophores.

Enfin les spermatozoïdes de *Gleba hippopus* nous présentent un phénomène assez curieux. Nous voyons dans la tête trois corpuscules au lieu de deux comme chez les autres Siphonophores (pl. 9 fig. 79); et la réaction du vert de méthyle ou du Dahlia acétique nous montre que le plus gros de ces corps est le noyau de la cellule, tandis que les deux autres sont des noyaux accessoires. Nous avons donc ici deux Nebenkerns (on voit encore sur la figure un quatrième corpuscule, plus petit, qui n'est qu'un cytomicrosome qui va se fusionner avec un des noyaux accessoires). Remarquons en passant que l'un de ces deux noyaux accessoires occupe exactement la place du corpuscule que nous avons observé chez l'*Halistemma* au point d'origine du filament caudal. Il est donc probable qu'ils ont la même signification, mais que chez l'Hippopode les cytomicrosomes de la spermatide se réunissent en deux masses qui restent distinctes jusqu'à la fin, tandis que chez les autres Siphonophores ils finissent par se fusionner tous ensemble et forment un seul Nebenkern.

Sur une Eudoxie observée aux Moluques (*Diphyes?*) j'ai pu m'assurer que la spermatogénèse était semblable à celle des Physophorides. Les spermatides avaient un noyau homogène de 6 μ et un Nebenkern de 4 μ. Les testicules ne renfermaient malheureusement pas de spermatozoïdes entièrement mûrs.

Bibliographie.

L'immense littérature relative à la spermatogénèse renferme très peu de choses concernant les Siphonophores. Quelques auteurs seulement ont décrit plus ou moins exactement la forme des spermatozoïdes mûrs, sans s'occuper de leur origine, et il n'y a guère que Dönitz (12) qui nous donne quelques lignes sur leur développement.

Les spermatozoïdes de l'*Halistemma rubrum* ont été décrits en premier lieu par Vogt (80). D'après lui, »les zoospermes sont ronds, formés de deux globules dont le plus petit est superposé à l'autre«. Cette description de la tête du zoosperme est assez exacte, mais Vogt ajoute que malgré le grossissement employé, il n'a pas pu constater avec certitude la présence du filament caudal.

Les mêmes spermatozoïdes sont décrits quelques années plus

Digitized by Google

tard par GRAEFFE (25). Il remarque qu'ils ont des aspects différents dans les différentes capsules testiculaires, souvent sans queue, comme les décrit VOGT; d'autres fois avec une queue très apparente. Il est probable que ces derniers sont des spermatides en voie d'évolution, dans lesquelles le filament caudal est encore d'une certaine épaisseur, ce qui lui a permis de le voir; du reste les figures qu'il en donne sont assez mauvaises, et ne permettent pas de reconnaître si l'on a affaire à des zoospermes de Siphonophore ou de tout autre animal.

CLAUS (11) donne une meilleure description des spermatozoïdes d'*Halistemma tergestinum*, qu'il reproduit assez exactement. Mais il dit: »Die Samenfäden bergen in dem rundlich elliptischen Kopf einen relativ großen, aus dichterem Plasma gebildeten Körper, welcher wohl dem Kern der kleinen Geißelzelle entspricht.« Or d'après sa figure, ce corpuscule n'est que le Nebenkern de la cellule, qu'il aura pris pour le noyau, erreur facile à comprendre si l'on n'a pas suivi le développement de la cellule, ou étudié la constitution chimique de ses parties.

Enfin DÖNITZ (12) dit, en parlant de la spermatogénèse chez les Siphonophores: »Die Genitalkapseln füllen sich dicht mit großen Zellen an, deren Inhalt sich zu charakteristischen lang geschwänzten Zoospermien umbildet, ohne dass der Zellkern sich bei diesem Vorgang betheiligte.«

Cette description est assez obscure; il est certain dans tous les cas, que l'auteur commet une grave erreur en prétendant que le noyau de la cellule sexuelle ne prend aucune part à la formation du spermatozoïde. Nous avons vu que c'est le contraire qui a lieu.

III. Spermatogénèse chez les Ptéropodes.

Méthode employée.

Mes recherches ont porté presque exclusivement sur la *Cymbulia Peronii* Cuv., que j'ai étudiée pendant les mois de mars et d'avril. A cette époque, il suffit de dilacérer une portion du testicule dans une goutte d'eau de mer pour trouver souvent, dans une seule préparation, les spermatozoïdes à des degrés de développement très variés.

On obtient de bons résultats avec le Dahlia en solution dans l'eau de mer, soit neutre, soit additionné d'une trace d'acide acétique, ou encore d'une goutte d'acide osmique. Si les cellules sont trop for-

Digitized by Google

tement ou trop uniformément colorées, il suffit de laver à l'acide acétique à 0,5 ou 1 % pour localiser la couleur dans les noyaux. Pour l'étude de l'élément nucléinien, j'ai toujours contrôlé mes observations par le vert de méthyle acétique. On obtient aussi de bonnes fixations au moyen de la teinture d'iode ou du permanganate de potasse, mais ces deux méthodes ne se prêtent pas à une coloration subséquente.

Spermatogénèse.

Si l'on examine le contenu d'un testicule jeune de *Cymbulia Peronii*, on y trouve d'abord un assez grand nombre de spermatogonies. Ce sont des cellules sphériques et isolées, de 30 à 40 μ de diamètre; leur protoplasme est finement granuleux, et renferme un gros noyau de 25 à 30 μ, avec un boyau de nucléine enroulé. Ces cellules se divisent activement, et donnent naissance à plusieurs générations de spermatocytes (pl. 9 fig. 81), d'abord par caryocinèse; puis, au bout d'un certain temps, il paraîtrait que les dernières divisions se font par simple étranglement (fig. 82; division acinétique, caryosténose de Carnoy).

A partir de ce moment, il arrive généralement que la division cellulaire est incomplète. Les noyaux seuls se divisent par sténose, tandis que le protoplasma des spermatocytes ne se scinde pas, ce qui produit de grosses cellules multinucléées. Dans la plupart des cas, la séparation complète du protoplasma des cellules filles cesse dès que la division directe des noyaux commence à s'opérer. De cette façon, le spermatocyte primitif donne naissance à une spermatogemme, renfermant un nombre plus ou moins considérable de noyaux, qui se rangent à la périphérie d'une masse protoplasmique commune. Il se forme ainsi un cytophore (Jensen) analogue à ceux décrits par beaucoup d'auteurs chez d'autres formes animales.

Cependant il arrive souvent aussi que le cytoplasme du spermatocyte primitif ne reste pas commun à un grand nombre de noyaux, mais qu'il se divise aussi. Au lieu d'avoir alors de grosses spermatogemmes qui donneront naissance à tout un faisceau de spermatozoïdes, nous voyons des cellules à quatre, trois ou deux noyaux, qui évoluent pour former chacune un nombre égal de spermatozoïdes.

Souvent même la division cellulaire s'effectue jusqu'au bout, avant que le spermatozoïde ne commence à se former, et nous avons alors sous les yeux la spermatide isolée, qui donnera naissance à un seul spermatozoïde.

Digitized by Google

Dans tous ces différents cas, c'est toujours le nombre des noyaux qui détermine le nombre final des spermatozoïdes. Que la cellule spermatique ait un ou plusieurs noyaux, que ce soit une spermatide isolée ou une grosse spermatogemme, chaque noyau formera un spermatozoïde, avec le concours, toutefois, du protoplasme adjacent. Voyons maintenant comment cette évolution a lieu, en étudiant d'abord la spermatide isolée pour suivre ensuite les diverses phases de son développement.

La spermatide (pl. 9 fig. 83) se présente sous la forme d'une cellule sphérique, de 10 à 12 μ de diamètre, entourée d'une fine membrane, et possédant un protoplasme finement granuleux, avec quelques granulations plus grosses, dont nous aurons à reparler. Son noyau est sphérique, d'un diamètre de 5—6 μ, et uniformément pourvu de nucléine dans toute sa masse. Nous constatons ici, comme nous l'avons déjà vu ailleurs, le phénomène de la dissolution de la nucléine dans le caryoplasma, au commencement de l'évolution du spermatozoïde. Le noyau est entouré d'une membrane très mince; on n'y remarque pas de nucléole.

Étudions maintenant la formation du zoosperme aux dépens de cette cellule. La partie qui se différencie en premier lieu est le filament caudal. Son origine présente ici une particularité curieuse. En effet, contrairement à ce qui a lieu généralement, où la queue part directement de la périphérie de la cellule, sans avoir primitivement de rapport avec le noyau, ici nous la voyons se former d'abord à l'intérieur de la cellule. Le protoplasme se condense et forme un filament qui part du noyau, et traverse la cellule jusqu'à sa périphérie, et ce n'est que lorsque le commencement de la queue est déjà visible à l'intérieur du cytoplasme, qu'elle continue à se développer et à pousser au dehors de la cellule (pl. 9 fig. 84) sous la forme d'un filament très fin.

La membrane cellulaire, qui était très mince, a maintenant complétement disparu. Alors, rien ne retenant plus le cytoplasme, celui-ci commence à couler en gouttelettes le long de la queue, qui s'allonge ainsi à ses dépens.

Ce mode d'origine de la queue m'a beaucoup surpris. En effet, à première vue, ce filament qu'on voit à l'intérieur de la cellule, et qui part directement du noyau, semblerait prouver que c'est aux dépens du noyau de la spermatide que se forme la queue du spermatozoïde. Il n'en est rien cependant comme j'ai pu m'en convaincre. Si nous appliquons les réactifs colorants du noyau, et surtout le

Digitized by Google

vert de méthyle, on voit facilement que le noyau seul se colore fortement, tandis que le filament reste absolument incolore. Pour acquérir plus de certitude encore, j'ai soumis les spermatides à l'action de la potasse caustique: dans ce cas, le noyau est immédiatement dissout, tandis que le filament persiste.

Mais la meilleure preuve de son origine cytoplasmique est la suivante: comme nous le verrons, le spermatozoïde mûr possède une queue d'une longueur de 300 μ environ, et d'un diamètre de 0,8 μ. Son volume total est donc d'environ 150 μ cubes. D'un autre côté, si nous mesurons les dimensions de la spermatide, nous trouvons que son volume total est de 200 μ cubes, tandis que celui du noyau n'est que de 50 μ cubes. Or ce dernier chiffre correspond exactement au volume de la tête du spermatozoïde mûr, que le calcul m'a montré être de 50 μ cubes. Le noyau est donc employé entièrement à la formation de la partie céphalique, et il n'y a que le cytoplasme qui ait les matériaux nécessaires à la formation de la queue. En effet, si nous déduisons le volume du noyau, soit 50 μ cubes environ. de celui de la cellule entière, c'est-à-dire de 200 μ cubes, il nous reste 150 μ cubes pour le cytoplasme, c'est-à-dire exactement le volume de la queue.

Pendant tout le commencement du développement, le noyau ne subit aucune modification. Ce n'est que lorsque le filament caudal a déjà atteint une certaine longueur qu'il commence aussi son évolution, dont nous allons nous occuper en détail.

De sphérique qu'il était, le noyau de la spermatide prend une forme ovalaire. En même temps, il s'éloigne du point d'origine de la queue, pour venir s'appliquer contre l'extrémité opposée et antérieure de la cellule. Là, il continue à s'allonger, et, n'étant pas retenu par la membrane cellulaire qui s'est dissoute, il sort de la cellule à mesure qu'il pousse à sa partie antérieure (pl. 9 fig. 85—88).

Le noyau, en s'allongeant, ne reste pas longtemps cylindrique. Lorsqu'il a atteint une certaine longueur, il subit un aplatissement, qui lui fait prendre absolument la forme d'une feuille, plus ou moins allongée. La partie antérieure se termine en pointe, tandis que la partie postérieure, figurant la queue de la feuille est réunie au filament caudal (pl. 9 fig. 93, 97). Ajoutons que le noyau est maintenant complétement dégagé du protoplasme cellulaire, que l'on voit, sous la forme d'une grosse gouttelette, entourant l'origine de la queue.

Après s'être séparée du noyau, cette gouttelette continue son mouvement de descente, et se met à couler lentement le long du

Digitized by Google

filament caudal. Nous remarquons ici une formation semblable à celle qui a déjà été décrite par JENSEN (31) chez *Triopa*.

On voit en effet que la portion de la queue qui se trouve au-dessous de la gouttelette protoplasmique est filiforme et très mince, tandis que la partie qui se trouve soit à l'intérieur de la gouttelette, soit entre elle et le noyau, présente une certaine épaisseur. C'est donc aux dépens de cette goutte de cytoplasme que la queue s'épaissit subséquemment, et à mesure qu'elle descend vers l'extrémité postérieure.

Le filament caudal se développe ainsi en deux fois, d'abord sous la forme d'un fil très mince; puis ensuite ce filament s'entoure d'une nouvelle couche de protoplasme qui lui donne son épaisseur définitive. On peut donc regarder la queue primitive comme un filament axial, autour duquel vient s'ajouter secondairement une gaine protoplasmique.

Cette formation se rencontre assez fréquemment dans le règne animal; mais il faut remarquer ici que chez les spermatozoïdes mûrs, et même dans la portion épaissie des spermatozoïdes qui sont encore en voie d'évolution, on ne peut pas distinguer ces deux parties; elles s'unissent intimement pour former un filament unique. Toutes deux du reste proviennent, comme je l'ai dit, du cytoplasme et non du noyau, et ont donc la même composition chimique. Les réactifs colorants de la nucléine les laissent, l'une comme l'autre, absolument intactes.

J'ai dit plus haut que le protoplasme de la spermatide renfermait un certain nombre de granules réfringents (pl. 9 fig. 83—86). Ces granules, les cytomicrosomes de PRENANT, se fusionnent de bonne heure en un seul globule sphérique de 1 à 2 μ, qui constitue le noyau accessoire (Nebenkern) du jeune spermatozoïde (pl. 9 fig. 87, 88). Ce Nebenkern me paraît absolument l'homologue de celui qu'on retrouve chez les spermatozoïdes d'autres animaux, mais il faut remarquer qu'il n'a ici que peu d'importance, et que sa durée est très passagère. En effet, peu de temps après que les cytomicrosomes de la spermatide sont réunis pour former un globule unique, le protoplasme commence à se détacher du noyau, et à couler le long de la queue. A ce moment, et dès que le noyau est entièrement dégagé, le Nebenkern commence à se dissoudre dans le cytoplasme, et bientôt on n'en voit plus trace. Il servira, comme le reste du cytoplasme, à la formation de la queue.

Il est aisé de voir que ce corpuscule est de nature exclusive-

Digitized by Google

ment protoplasmique, car il n'entre jamais en rapport avec le noyau, et les réactifs de la nucléine ne le colorent pas. L'acide acétique, même à 0.5 %, le dissout, en ne laissant qu'une vacuole à sa place. Ce n'est donc qu'une formation secondaire, qui ne paraît pas avoir d'importance dans le développement du spermatozoïde.

Revenons maintenant à l'évolution du noyau. Nous avons vu qu'il s'aplatissait en forme de feuille. Ce phénomène ne se présente pas toujours au même stade de développement. Il arrive souvent que l'aplatissement commence dès que le noyau a atteint une longueur de 12 à 15 μ (pl. 9 fig. 88 et 93); tandis que quelquefois au contraire, le noyau s'allonge encore considérablement tout en restant cylindrique dans sa partie moyenne, et effilé en fuseau aux deux bouts (pl. 9 fig. 89—92). Il prend alors une forme plus ou moins contournée en tire-bouchon, et c'est plus tard seulement que l'aplatissement se produit. Ceci n'est, du reste, qu'une petite variante dans le développement, comme on en rencontre si souvent dans la spermatogénèse, et qui n'a aucune influence sur le résultat final.

Si l'aplatissement a lieu de bonne heure, le noyau continue alors à s'allonger sous la forme d'une feuille. A ce moment, son contenu est encore homogène: il renferme un caryoplasma hyalin, dans lequel la nucléine est également répandue. Mais bientôt, nous assistons à une modification très importante dans sa structure.

La nucléine se retire de la partie centrale, et vient s'amasser sur les bords de la feuille. Elle forme ainsi un bourrelet réfringent entourant le noyau, dont le centre reste occupé par le caryoplasma. Si l'on soumet alors les spermatozoïdes à l'action du vert de méthyle, on voit tout le pourtour du noyau fortement coloré, tandis que la partie centrale reste incolore. Nous assistons ici à un phénomène de retrait de la nucléine, analogue à celui que A. Bolles Lee décrit chez les Némertiens (46), avec cette différence que chez ces animaux le retrait a lieu sur un des côtés de la cellule seulement, en forme de croissant, tandis qu'ici la nucléine vient se condenser sur toute la périphérie du noyau, en laissant le centre inoccupé. Chez la *Sagitta*, Lee (47) a aussi observé le même phénomène, et cette fois dans les deux directions, soit centripète, soit centrifuge.

Le noyau continue à s'allonger, et en même temps il commence à se tordre en tire-bouchon (pl. 9 fig. 98, 99). Il résulte de ceci que les deux cordons de nucléine qui limitent le noyau chacun d'un côté, s'enroulent l'un autour de l'autre, exactement comme le feraient les deux brins d'une corde. A mesure que le noyau s'allonge, le

Digitized by Google

mouvement de torsion continue (fig. 99—101), et dans le spermatozoïde mûr (fig. 102), on peut compter une trentaine de tours de spire consécutifs.

Pour en finir avec le développement du zoosperme, il nous suffit d'ajouter que le protoplasme cellulaire a continué pendant l'évolution du noyau à couler en gouttelettes le long du filament caudal, fournissant ainsi des matériaux pour son allongement, jusqu'à ce qu'il ait atteint ses dimensions définitives. Le spermatozoïde mûr se compose alors des deux parties suivantes (pl. 9 fig. 102):

1° la tête, ou plus exactement le corps. Cette partie est formée, comme nous l'avons vu, par deux cordons tordus en spirale l'un contre l'autre, et se termine en pointe effilée à la partie antérieure; son diamètre est d'environ $1^1/_4$ μ. En arrière, elle est reliée directement à la queue, sans aucun segment intermédiaire, et il est même difficile de déterminer exactement le point de séparation des deux parties, si l'on n'a pas recours aux matières colorantes. La tête provient uniquement du noyau de la spermatide, qui est employé entièrement à sa formation. Elle renferme donc à la fois la nucléine et le caryoplasma de la spermatide.

2° la queue. Elle est cylindrique; sa longueur est de 300 μ environ, et son diamètre de 0,8 μ, ce qui fait pour tout le spermatozoïde une longueur de 450 μ, c'est-à-dire de près d'un demi-millimètre. Nous avons vu que la queue était formée originairement de deux parties distinctes, un fil axial et une gaîne. Chez les spermatozoïdes mûrs, ces deux parties sont intimement soudées et il n'est plus possible de les distinguer l'une de l'autre. L'épaisseur de la queue est la même sur toute sa longueur, et elle se termine brusquement à l'extrémité postérieure.

Le spermatozoïde est animé de mouvements ondulatoires assez lents, qui le font progresser. Mais il semble aussi être doué d'un mouvement de rotation sur lui-même, qui le ferait avancer comme une hélice, grâce à la formation en spirale de la tête. Il est probable que ce mode de progression joue un rôle au moment de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf. Mais je n'ai pas pu m'en assurer expérimentalement.

Je viens de décrire le développement d'un spermatozoïde isolé, mais ceci est l'exception. Dans la plupart des cas ils se développent en grappes, renfermant un nombre plus ou moins grand de spermatides réunies autour d'un cytophore central. Ce cytophore est

Digitized by Google

formé par le reste du protoplasme d'un gros spermatocyte, dont le noyau s'est divisé un grand nombre de fois, pour donner naissance à autant de spermatozoïdes qu'il y a de noyaux fils. Il faut remarquer que, dans ce cas, tous les noyaux ainsi engendrés sont employés à la formation des spermatozoïdes, et que la cellule cytophorale ne garde pas de noyau propre, comme cela a lieu quelquefois. Lorsque les spermatozoïdes sont complétement développés, le reste du protoplasme du cytophore qui n'a pas servi à la formation des queues disparaît, ce qui permet aux zoospermes réunis en grappes de se séparer.

Dans beaucoup de cas aussi, les spermatozoïdes se forment par petits groupes, ou par paires (pl. 9 fig. 104—108). Mais, qu'ils se développent isolément ou réunis en plus ou moins grand nombre, l'évolution de chaque spermatozoïde est toujours identique; je n'ai donc pas à y revenir.

J'ajouterai encore deux mots sur la spermatogénèse chez une forme voisine de la Cymbulie, la *Tiedemannia neapolitana* van Ben. Un exemplaire de cet animal, capturé en janvier, montrait des spermatozoïdes à tous les degrés de développement, et j'ai pu me convaincre que sa spermatogénèse se rapproche beaucoup de celle de la Cymbulie. Les spermatides sont semblables, et possèdent un noyau sphérique et homogène de 4 μ de diamètre. La principale différence est que chez la *Tiedemannia* le noyau s'allonge simplement, en se contournant légèrement, et ne se tord pas autant que chez la *Cymbulia*. La localisation de la nucléine sur la périphérie du noyau se présente aussi, mais elle est moins prononcée. Les spermatozoïdes mûrs sont analogues, mais on compte moins de tours de spire dans la portion céphalique.

Bibliographie.

Le seul auteur qui ait étudié, à ma connaissance, la spermatogénèse chez les Ptéropodes est Gegenbaur (23), qui donne une description, assez exacte pour l'époque, du développement des spermatozoïdes chez la *Tiedemannia*. Cet auteur décrit la formation des spermatogemmes, qui se transforment en faisceaux de spermatozoïdes formés de deux parties, une antérieure contournée en spirale, et une postérieure filiforme. Mais il ne s'occupe nullement du rôle que remplissent les différentes parties de la cellule séminale dans la

Digitized by Google

composition du zoosperme, et sa description qui ne se rapporte guère qu'à l'aspect extérieur des cellules, n'a plus pour nous qu'un intérêt purement historique.

IV. Spermatogénèse chez les Céphalopodes.

Méthode employée.

J'ai choisi comme représentant de la classe des Céphalopodes la *Sepia officinalis* L. qui est commune dans toute la Méditerranée. Si l'on dilacère au printemps une portion du testicule de cet animal, on est sûr d'y rencontrer des spermatozoïdes à tous les degrés de développement. Pour en étudier la structure, les meilleurs résultats m'ont été donnés par l'emploi du Dahlia en solution neutre dans l'eau de mer. Cette matière colorante a la propriété de pénétrer dans les spermatozoïdes de la Seiche sans les tuer, en leur donnant un aspect très favorable à l'étude.

Quoique cette coloration ne soit pas purement nucléaire, vu la neutralité de la solution, le noyau s'y colore cependant plus fortement que le reste de la cellule, et on a l'immense avantage que, les éléments restant vivants un certain temps, on est certain que leur forme et leur structure n'ont pas été altérées, comme cela arrive toujours plus ou moins en employant les agents fixateurs.

Cette propriété des spermatozoïdes de *Sepia* de se colorer assez fortement pendant la vie est assez rare chez les cellules animales, et en fait un objet très propice à l'étude de la spermatogénèse.

La solution de Dahlia dans le chlorure de manganèse, que j'ai essayée dernièrement, donne aussi d'excellents résultats pour l'étude générale du développement. Les cellules y vivent un certain temps, en se colorant d'une façon remarquable.

Pour l'étude spéciale du noyau, j'ai toujours employé le vert de méthyle en solution dans l'acide acétique à 1 %, soit seul, soit précédé d'une fixation par les vapeurs osmiques.

Spermatogénèse.

Le stade d'évolution le plus jeune que j'aie observé chez la *Sepia officinalis* est celui de spermatocytes (pl. 10 fig. 109 et 110). Ce sont des cellules sphériques, de dimensions variables, suivant le nombre de divisions qu'elles ont déjà subies: elles possèdent un

Digitized by Google

gros noyau sphérique renfermant un réticulum de nucléine. Ces cellules se divisent activement par caryocinèse, jusqu'au moment où elles ont atteint un diamètre de 15 μ environ. A ce moment, il s'opère encore une dernière division (fig. 111), qui m'a paru se faire par simple étranglement (division acinétique), et dont le résultat serait la formation des spermatides, c'est-à-dire des cellules qui vont se transformer directement en spermatozoïdes, sans subir de nouvelle division.

Il m'a semblé que la dernière division seule s'effectuait par voie acinétique. Il y a cependant un fait qui semblerait prouver qu'il n'en est pas toujours ainsi. En effet, la division des spermatocytes en spermatides s'effectue en général complétement avant que le développement des spermatozoïdes ne commence: chaque cellule renferme alors un noyau, et donne naissance à un seul zoosperme. Cependant il arrive très souvent aussi que la dernière division du noyau des spermatocytes n'entraîne pas la division du reste de la cellule, et il se forme des cellules à deux noyaux, produisant deux zoospermes qui ne s'individualiseront que plus tard.

Mais on observe aussi de grosses cellules à trois, quatre, ou plusieurs noyaux, quelquefois même formant un véritable cytophore, et il est probable, dans ce cas, que tous les noyaux qui ont pris naissance dans l'intérieur de cette cellule unique se sont formés par une série de divisions successives du noyau primitif de la cellule par voie acinétique.

Ceci n'a du reste pour nous qu'une importance secondaire. L'important est de constater que chacun des noyaux de la cellule cytophorale va se transformer en un spermatozoïde, avec la participation du protoplasme adjacent. Maintenant, que les spermatides soient réunies en un cytophore ou qu'elles soient isolées, le développement du spermatozoïde est identiquement le même. Prenons donc pour l'étudier le cas le plus simple, qui est celui d'une spermatide isolée.

Immédiatement après sa naissance aux dépens du spermatocyte, la spermatide (pl. 10 fig. 112) se présente sous la forme d'une petite cellule sphérique, mesurant 8 à 10 μ de diamètre, entourée d'une membrane très mince, et renfermant, à l'intérieur d'un cytoplasma faiblement granuleux, un noyau sphérique de 5 μ de diamètre. Sa nucléine a encore une apparence réticulée, mais elle va bientôt perdre cet aspect pour devenir homogène, et se répandre uniformément dans le noyau. On remarque en outre dans le cytoplasme de la spermatide un ou plusieurs corpuscules réfringents.

Digitized by Google

La première ébauche de la formation du spermatozoïde est représentée par la naissance d'un filament excessivement fin, émergeant de la membrane cellulaire (pl. 10 fig. 113). Son lieu d'origine par rapport au noyau varie d'une cellule à l'autre; tantôt il se forme près du noyau, tantôt du côté opposé, et il est facile de constater qu'il ne se trouve pas originairement en rapport avec lui, et qu'il provient donc uniquement du cytoplasme.

Ce filament acquiert une certaine longueur sans que la spermatide change de forme. Mais bientôt le noyau commence à s'allonger. De sphérique qu'il était, il prend une forme ovalaire, en s'orientant dans le sens du filament caudal. Dès qu'il commence son évolution, on voit disparaître le réticulum nucléinien, dont la substance se répand uniformément dans le noyau, qui devient pour un certain temps entièrement homogène (pl. 10 fig. 115, 116).

Mais cet état n'est que passager. En effet, l'allongement continuant à s'accentuer, le noyau prend la forme d'un bâtonnet légèrement renflé à sa partie médiane, et pendant ce temps la nucléine vient se condenser au milieu du bâtonnet, de façon à laisser aux deux extrémités un espace clair où il ne reste plus qu'une gouttelette de caryoplasma hyalin, entourée par la mince membrane nucléaire (pl. 10 fig. 117, 118).

Nous assistons ici au même phénomène de retrait de la nucléine, que nous avons déjà constaté chez d'autres spermatozoïdes. Mais ici il affecte une nouvelle disposition, et le noyau se trouve être composé de trois zones, l'antérieure et la postérieure ne renfermant que du plasma nucléaire, tandis que toute la substance chromatique s'est condensée dans la zone médiane. Nous verrons bientôt quel est le rôle de chacune de ces parties dans la formation du spermatozoïde.

Examinons en détail le développement ultérieur du noyau ainsi constitué. A sa base, et près de la naissance de la queue, on observe l'apparition de deux petits granules réfringents, placés contre la membrane nucléaire, et paraissant formés par condensation du caryoplasma en cet endroit (pl. 10 fig. 115, 116). Ces corpuscules ne renferment pas de nucléine, car le vert de méthyle ne les colore pas.

Le noyau, en continuant à s'allonger, forme un petit bâtonnet cylindrique de 10—12 μ de long sur 2 μ de large. On voit alors ces deux granules dont je viens de parler, s'allonger dans le même sens que le noyau, et former deux petits trabécules parallèles (pl. 10 fig. 117, 118). Ils émergent bientôt hors de la membrane

Digitized by Google

nucléaire (fig. 119), et atteignent une longueur d'environ 5 μ. L'un d'eux vient s'appliquer contre la base de la queue, en formant ainsi un trait d'union entre cette dernière et la tête du spermatozoïde, tandis que le second reste isolé, devient pointu à son extrémité, et forme un petit piquant ayant l'aspect d'une seconde queue rudimentaire (pl. 10 fig. 121, 122). Ces deux trabécules sont séparés de la portion chromatique du noyau, ou tête proprement dite, par une gouttelette du caryoplasma hyalin, et ils forment ensemble un véritable segment intermédiaire, reliant la tête à la queue du spermatozoïde.

Pendant ce temps, le filament caudal a continué sa croissance, et la spermatide tout entière a pris une forme ovalaire, en suivant l'évolution du noyau. La membrane cellulaire, déjà très mince, devient de moins en moins visible, et finit par disparaître entièrement. Le résultat de ce phénomène est le suivant: le cytoplasme, n'étant plus retenu par la membrane, se met à couler le long du filament caudal, laissant ainsi le noyau à nu (pl. 10 fig. 119—122). Il continue à descendre, et diminue de volume à mesure que la queue s'allonge à ses dépens. Il faut remarquer qu'on n'observe ici ni fil axial ni gaine comme nous avons vu chez les Ptéropodes; la queue reste très mince, et paraît formée d'un seul filament. Lorsqu'elle est entièrement formée, elle atteint une longueur de 100 μ.

J'ai dit plus haut qu'on observait dans le protoplasme de la spermatide un ou plusieurs corpuscules réfringents (pl. 10 fig. 112). Ces granulations ne sont que les cytomicrosomes de la cellule qui se réunissent pour former un tout petit noyau accessoire (Nebenkern). Ce dernier n'a ici que fort peu d'importance. Il est intéressant de constater sa présence, qui paraît être un fait assez général dans la plupart des formes animales dont la spermatogénèse a été étudiée attentivement, mais il n'est pas possible de lui attribuer ici aucun rôle important dans la formation du spermatozoïde, et son existence n'est pas de longue durée.

On pourrait croire, à première vue, que c'est de lui que proviennent les deux trabécules du segment moyen, ou peut-être aussi la coiffe céphalique du spermatozoïde, mais il est aisé de se convaincre du contraire. Si nous examinons en effet les figures 115—118 (pl. 10), nous voyons que soit la coiffe céphalique, soit le segment moyen sont déjà formés, tandis qu'on voit encore le petit Nebenkern inactif au milieu de la spermatide. Il reste ainsi tant que le noyau est encore entouré du cytoplasme. Dès que ce dernier se met à

Digitized by Google

couler le long de la queue, le noyau accessoire se dissout dans le plasma cellulaire et disparaît (pl. 10 fig. 119, 120). On n'en observe alors plus trace, et il est probable que sa substance est utilisée en même temps que le cytoplasme pour la formation du filament caudal.

Je viens de décrire le développement d'une spermatide isolée. Il arrive cependant plus fréquemment, comme nous l'avons vu plus haut, qu'elles sont réunies par groupes de deux ou trois (pl. 10 fig. 127—130), ou même en véritables cytophores (pl. 10 fig. 131, 132). Dans ces différents cas, le mode de développement de chaque spermatozoïde est absolument identique à celui qui a lieu dans les spermatides isolées, comme on peut s'en convaincre par l'examen des figures. Chaque noyau évolue individuellement pour former la tête d'un spermatozoïde, tandis que le protoplasme adjacent est employé à la construction de la queue. Lorsque les zoospermes sont mûrs, ils se séparent, et le reste du cytophore disparaît. Notons encore que tous les noyaux de la cellule cytophorale sont employés à former des spermatozoïdes, et qu'il ne reste pas de noyau cytophoral propre, comme on en a décrit quelquefois chez d'autres animaux.

Parvenu à sa maturité, chaque spermatozoïde renferme les parties suivantes, que je vais énumérer d'avant en arrière (pl. 10 fig. 123, 124):

1° la coiffe céphalique, formée par une gouttelette de caryoplasma hyalin, et entourée de la mince membrane nucléaire. Nous avons vu qu'elle a pris naissance par retrait de la nucléine dans la partie médiane du noyau. Elle reste incolore sous l'action des réactifs, et il faut un grossissement assez fort pour la voir nettement. Cette première partie est suivie immédiatement par:

2° la tête proprement dite du spermatozoïde. Celle-ci est la partie la plus importante, et renferme, comme nous l'avons vu, la portion chromatique, ou nucléine de la cellule séminale. Elle affecte la forme d'un bâtonnet cylindrique de 8—9 μ de long, sur 2 μ de large environ; elle est un peu plus large à la partie postérieure qu'à la partie antérieure. Elle est entourée, de même que la coiffe céphalique, par la membrane nucléaire, qui est très fine, et qu'on ne peut apercevoir qu'en soumettant les spermatozoïdes à l'action d'un dissolvant de la nucléine.

Il est à remarquer que la tête n'est pas uniquement formée de nucléine, mais qu'elle renferme aussi le reste du plasma nucléaire

Digitized by Google

qui n'a pas été employé à la formation de la coiffe céphalique ou du segment moyen. Ce plasma est intimement mélangé avec la nucléine en une seule masse homogène. Lorsqu'on dissout la nucléine dans un alcali, on voit alors clairement le caryoplasma de la tête, qui ne forme plus qu'un avec celui du segment procéphalique.

3° le segment moyen, provenant du plasma nucléaire, et formé premièrement d'une portion transparente en contact immédiat avec la tête, et en second lieu du segment moyen proprement dit, formé de deux trabécules dont l'un s'est constitué en un petit piquant long de 5 μ, ou queue rudimentaire, tandis que l'autre sert de trait d'union entre la tête et le filament caudal.

4° la queue du spermatozoïde. Cette dernière est filiforme, très mince et d'une longueur de 100 μ environ. Elle est légèrement élargie à son point d'attache avec le segment moyen, et il est difficile de déterminer exactement le point où commence l'une et où finit l'autre. Elle provient entièrement du cytoplasme de la spermatide.

Lorsque les spermatozoïdes sont arrivés à ce degré de développement, la portion cytophorale qui les réunissait par petites masses se dissout. Les zoospermes, très mobiles, nagent alors librement, et sont bientôt expulsés par le canal déférent, et emmagasinés dans les spermatophores, par un procédé que je n'ai pas eu l'occasion d'étudier. Si l'on examine les spermatozoïdes contenus dans un spermatophore, on leur trouve la même constitution, et les quatre parties que je viens de décrire se voient toujours distinctement.

Il est à remarquer toutefois qu'on trouve beaucoup de têtes de spermatozoïdes isolées, sans queue ni segment moyen, et quelquefois même sans coiffe céphalique (pl. 10 fig. 125). Ce phénomène est évidemment accidentel, et tient sans doute à la fragilité du segment intermédiaire, qui n'est relié à la tête que par une gouttelette de protoplasme transparent.

Bibliographie.

La spermatogénèse des Céphalopodes a été étudiée par Brock (8) chez *Sepiola*. D'après lui, les spermatozoïdes de ce genre ont une grande analogie avec ceux de *Sepia*, et leur développement est le même. Il commence par une série de divisions des noyaux des cellules mères, puis ces grosses cellules multinucléées émettent chacune un prolongement protoplasmique qui formera les queues des

Digitized by Google

spermatozoïdes, en se divisant subséquemment en autant de filaments qu'il y a de noyaux dans la cellule mère. Chaque filament entre alors en rapport avec un noyau, par une portion plus élargie, tandis que son extrémité postérieure est excessivement fine. Pour terminer l'évolution du spermatozoïde, le noyau s'allonge, et s'aplatit en arrière, puis chaque zoosperme ainsi formé se sépare de la cellule mère, qui subsiste sous la forme d'une goutte de protoplasme hyalin.

Comme on le voit, cette description est assez incomplète. Cependant, Brock a fort bien observé que la tête du spermatozoïde est d'origine nucléaire, et la queue d'origine protoplasmique: mais je ne peux pas être de son avis, au sujet du mode de formation de la queue, car j'ai toujours vu, dans les cas où les spermatozoïdes se formaient dans des cellules multinucléées, chaque filament caudal naître isolément, tandis que Brock décrit un gros prolongement commun, qui se scinde en fibrilles secondairement. En outre, il ne décrit le segment intermédiaire que comme une partie plus élargie de la queue, et il n'étudie pas son mode d'origine, pas plus que de la coiffe céphalique, dont l'existence lui a évidemment échappé.

Sabatier (74) a étudié la spermatogénèse chez l'*Eledone*. Il paraît y avoir chez ces Céphalopodes deux formes de spermatozoïdes, les uns spiriformes, les autres filiformes. Cet auteur remarque qu'il se forme une condensation de la substance chromatique, tantôt au centre de la cellule (spermatozoïdes spiriformes) tantôt à la périphérie (spermatozoïdes filiformes). La tête des spermatozoïdes serait formée par le cordon chromatique du noyau, tandis que le filament caudal paraît provenir du cytoplasme. Les zoospermes d'*Eledone* différant, d'après sa description, notablement de ceux de *Sepia*, je ne m'y étendrai pas plus longtemps.

V. Spermatogénèse chez les Polychètes.

Méthode employée.

Ayant trouvé, dans des draguages pratiqués par M. le Professeur H. Fol dans les environs de Nice, une petite Annélide peu connue, l'*Eteone pterophora* Ehlers, j'eus l'occasion d'en observer la spermatogénèse, et comme elle me parut présenter des différences notables avec celle qu'on observe généralement chez les Annélides, je l'ai choisie comme objet d'étude, de préférence aux types connus, comme le Lombric, par exemple, qui a déjà donné matière à de nombreux travaux.

Digitized by Google

Malheureusement, je n'ai eu que peu d'exemplaires à ma disposition, ce qui en rendra la description moins complète que je l'eusse désiré, surtout pour ce qui a rapport aux premiers stades du développement.

Pour étudier la spermatogénèse chez cette espèce, il suffit de dilacérer une portion du corps de l'animal sur le porte-objet. Les produits génitaux qui sont répandus dans la cavité du corps s'en échappent, et l'on n'a plus qu'à y ajouter une goutte de la solution de Dahlia dans l'eau de mer ou dans le chlorure de manganèse, pour obtenir d'excellentes préparations. Pour l'étude du noyau, j'ai toujours employé le vert de méthyle acétique, selon la méthode ordinaire.

Spermatogénèse chez *Eteone pterophora* Ehlers.

Dans l'espèce qui nous occupe, les éléments séminaux sont formés dans de petites capsules renfermant chacune une grappe de spermatocytes. Il ne m'a pas été possible d'étudier l'origine de ces capsules, vu l'état généralement avancé de maturation des spermatozoïdes. Mais j'ai pu me convaincre que cette formation est très différente de ce qui a été décrit soit par Bloomfield chez le Lombric (7) soit par Jensen chez *Clitellio* (31). Dans la grande majorité des Annélides, en effet, chaque spermatogonie donne naissance à une spermatogemme formée par un amas de spermatocytes, ou cellules filles, issues par division de la spermatogonie, c'est-à-dire de la cellule mère. Ces spermatocytes sont d'abord des cellules bien individualisées, ayant chacune sa membrane propre. Mais bientôt, les cellules qui se trouvent au centre de la spermatogemme se fusionnent pour former ainsi un cytophore (Jensen) ou blastophore (Bloomfield), à la périphérie duquel sont groupés les spermatocytes qui sont destinés à former les spermatozoïdes.

Chez l'*Eteone*, au contraire, il en est tout autrement: en premier lieu, la spermatogemme se trouve ici renfermée, comme je l'ai dit, dans une enveloppe; nous nous trouvons donc, pour employer l'expression de La Valette St. George, en présence d'un spermatocyste. Celui-ci renferme un nombre variable de cellules filles ou spermatocytes, que nous aurons à décrire plus loin. En second lieu, nous n'observons pas chez l'*Eteone* de formation cytophorale. A un certain moment, l'enveloppe du kyste se déchire, et

Digitized by Google

les spermatocytes se séparent et continuent leur développement, soit isolément, soit par petits groupes de deux à quatre cellules.

Ces différences établies, suivons maintenant le développement des spermatozoïdes. Je prendrai pour point de départ le spermatocyte, qui est la forme la plus jeune que j'aie pu rencontrer. Ce sont de grosses cellules sphériques, d'un diamètre variant de 15 μ à 8 μ, suivant le nombre de divisions qu'elles ont déjà subies (pl. 10 fig. 133). Leur protoplasme est finement granuleux, et renferme un gros noyau, d'un diamètre de 9 à 6 μ. Ce noyau contient un réticulum de nucléine, et en outre, près du centre, un petit nucléole réfringent. Ce nucléole ne se colore pas par le vert de méthyle, il ne renferme donc pas de nucléine: c'est un nucléole plasmatique (Carnoy).

Ces spermatocytes subissent, comme je l'ai dit, une série de divisions subséquentes. Ce fractionnement a lieu d'abord par caryocinèse, puis il paraît y avoir au moins une dernière génération formée par division directe (acinétique) qui donne alors naissance aux spermatides (pl. 10 fig. 134), c'est-à-dire aux cellules qui vont se transformer directement en spermatozoïdes. .

Ces cellules sont d'une grande simplicité de structure. Leur protoplasme est très finement granuleux et paraît homogène à première vue. Il est limité par une membrane cellulaire très mince. Le noyau est sphérique, et homogène dans toute sa masse. Il renferme un caryoplasma hyalin, dans lequel la nucléine s'est uniformément répandue. Le diamètre de la spermatide est de 8 μ; celui du noyau de 4 μ. On observe en outre dans le cytoplasme un certain nombre de granulations réfringentes, ou cytomicrosomes.

Passons maintenant au développement du spermatozoïde aux dépens de cette cellule, et occupons nous d'abord de la formation de la queue. Nous assistons ici à deux processus bien distincts, que nous allons étudier successivement.

Dans le premier cas, la queue se forme, comme chez la plupart des autres animaux, de la manière suivante. On voit sortir de la périphérie de la cellule un fin prolongement, qui s'accroît peu à peu aux dépens du protoplasme cellulaire. La membrane de la spermatide s'amincit et disparaît peu à peu; le protoplasme se met alors à couler en gouttelettes le long du filament caudal, qui s'allonge au fur et à mesure. Jusqu'à une époque avancée de développement, le noyau reste placé au centre de la cellule, et ce n'est que lorsque la queue a déjà atteint une certaine longueur, grâce à l'écoulement du proto-

Digitized by Google

plasme, qu'il reste isolé pour former la tête du spermatozoïde (pl. 10 fig. 144—146).

Mais ce mode de développement est le moins fréquent. Dans la grande majorité des cas, en effet, la queue se forme d'une façon très différente, et voici comment. La membrane cellulaire disparaît; la spermatide se compose alors seulement d'un noyau et d'un Nebenkern, dont nous aurons à reparler, tous deux placés au centre d'une gouttelette de protoplasme. Il arrive alors ceci, que le noyau et le Nebenkern émigrent du centre à la périphérie de cette gouttelette protoplasmique, puis ils en sortent entièrement. A ce moment, la spermatide présente la forme d'un noyau isolé de tous côtés, sauf à la partie postérieure où se trouve le protoplasme cellulaire, formant une goutte transparente (pl. 10 fig. 137 et 138). Si nous observons maintenant un stade plus avancé, nous voyons que le cytoplasme s'est séparé presque complétement du noyau. Il ne reste plus entre eux qu'un trait d'union, sous la forme d'un fin filament, qui est l'origine de la queue du spermatozoïde (pl. 10 fig. 139). Primitivement, ce filament est très court, et la goutte de protoplasme assez volumineuse. Mais bientôt il s'allonge, et la gouttelette diminue graduellement, pour disparaître complétement lorsque la queue aura atteint son entier développement (pl. 10 fig. 140 et 141). Quoi qu'il en soit, ces deux modes d'évolution concourent d'une manière différente au même but. Dans les deux cas, il est incontestable que c'est le protoplasme cellulaire qui donne naissance à la queue du spermatozoïde.

Occupons nous maintenant de l'origine de la tête du zoosperme, et de son développement. Pour cela il nous faut remonter un peu en arrière, au moment où le filament caudal n'est pas encore différencié. J'ai dit que le cytoplasme de la jeune spermatide était finement granuleux, et paraissait presque homogène à première vue. Au centre de la cellule se trouve le noyau, nettement circonscrit par sa membrane, et autour de lui, épars dans le protoplasme, se voient quelques granules réfringents, ou cytomicrosomes (pl. 10 fig. 134).

Nous voyons maintenant ces granulations du cytoplasme devenir plus apparentes, puis se fusionner en une seule masse, pour former ainsi le noyau accessoire de la spermatide (pl. 10 fig. 135 et 136). Le Nebenkern prend donc ici naissance de la même manière que chez les animaux que nous avons étudiés jusqu'à présent. Il offre surtout une grande analogie avec celui qu'on observe chez les Oursins, comme nous allons le voir tout à l'heure. Ce Nebenkern a la forme

Digitized by Google

d'un corpuscule sphérique, ou légèrement ovalaire, de 3 μ environ; son contenu est homogène. Étudions maintenant son rôle dans la formation du spermatozoïde. Pour cela il nous faut suivre en même temps les modifications du noyau véritable de la cellule. Dans l'origine, c'est un globule sphérique, uniformément pourvu de nucléine, mais dès que la queue a commencé son développement, nous le voyons s'allonger, et prendre une forme ovoïde. Le noyau accessoire vient alors se placer entre l'extrémité du noyau et la naissance du filament caudal (pl. 10 fig. 137 et 138). Il est appliqué intimément contre le noyau, ce qui pourrait donner lieu à l'hypothèse qu'il est d'origine nucléaire, mais il est facile de se convaincre du contraire, en examinant un stade plus jeune, où l'on peut observer le noyau et le Nebenkern nettement séparés l'un de l'autre. En outre, ce dernier présentant un certain volume, s'il était d'origine nucléaire, les dimensions du noyau devraient être plus faibles après sa formation qu'avant, ce qui n'est pas le cas.

Il se passe maintenant dans le noyau ce phénomène particulier de retrait de la nucléine, dont j'ai déjà parlé à propos des Ptéropodes et des Céphalopodes. Nous voyons en effet la nucléine, qui était primitivement répandue uniformément dans le plasma nucléaire, se retirer peu à peu et se localiser dans la portion médiane et postérieure du noyau, de sorte que ces deux parties se colorent fortement, tandis que la partie antérieure reste transparente et incolore, et ne renferme plus qu'un caryoplasma hyalin, sans aucune trace de nucléine (pl. 10 fig. 136—138).

A ce moment, nous voyons donc la tête du spermatozoïde formée d'une portion presque cylindrique, réfringente, surmontée à sa partie antérieure d'un petit bourrelet transparent, qu'on peut assimiler à la coiffe céphalique décrite par plusieurs auteurs. A la partie postérieure du noyau, au contraire, nous voyons le Nebenkern, ayant aussi l'aspect d'une gouttelette claire, et qu'on peut regarder comme l'homologue d'un segment moyen (pl. 10 fig. 139—141). Mais, quoique à première vue sa constitution paraisse identique à celle du segment antérieur, il en diffère cependant totalement, étant lui-même d'origine cytoplasmique, tandis que le segment antérieur, ou procéphalique, provient directement du noyau de la spermatide.

En outre, un examen attentif nous permet de constater que la membrane nucléaire englobe en un seul tout la tête proprement dite et le segment procéphalique, tandis que le segment moyen se trouve en dehors de cette membrane, et constitue un corpuscule à part.

Digitized by Google

Il ne nous reste que peu de choses à ajouter pour décrire la fin de l'évolution du spermatozoïde. Pendant les différentes modifications dont nous venons de parler, la queue a atteint son complet développement. Quoique paraissant fixée sur le Nebenkern, elle est en réalité réunie directement au noyau, c'est-à-dire à la tête du spermatozoïde, comme on peut s'en convaincre en examinant la figure 142 (pl. 10). La raison de ce phénomène est dans le fait que le segment moyen n'a qu'une existence passagère. Lorsque le spermatozoïde atteint sa maturité, le noyau accessoire se décolle et tombe, pour disparaître ainsi complétement (pl. 10 fig. 142 et 143). Nous avons déjà vu exactement le même phénomène se produire chez les zoospermes des Échinides.

Ce corpuscule n'est donc pas à proprement parler un véritable segment moyen, puis qu'il n'existe plus dans le spermatozoïde mûr, et son mode de formation et d'expulsion paraissent indiquer que son but est plutôt d'éliminer du cytoplasme de la spermatide, des matières qui sont inutiles à la formation du spermatozoïde. Le noyau accessoire est, ici comme ailleurs, un corpuscule de rebut.

Si nous examinons maintenant un zoosperme mûr, nous voyons qu'il est d'une grande simplicité de structure. On y distingue deux parties bien nettement délimitées (pl. 10 fig. 143):

1° la tête, formée d'un globule cylindro-conique, long de 4 μ, sur 3 μ de large. Elle est homogène, fortement réfringente, et provient du noyau de la spermatide. Elle renferme donc toute la nucléine de la cellule séminale, intimement mélangée avec le plasma nucléaire. Elle est surmontée à sa partie antérieure d'un petit capuchon transparent, la coiffe céphalique, provenant, comme nous l'avons vu, du retrait de la nucléine en cet endroit. La tête proprement dite et la coiffe céphalique sont entourées d'une fine membrane, qu'on peut mettre en évidence en soumettant les spermatozoïdes à l'action d'un dissolvant de la nucléine.

2° la queue du zoosperme. Cette dernière est filiforme, d'une longueur de 60 μ, et implantée au milieu de la base de la tête. Elle est animée de mouvements vibratoires rapides qui font progresser le spermatozoïde.

Comme on le voit d'après cette description, la spermatogénèse de cette Annélide ressemble beaucoup à celle des Échinides. Le noyau accessoire se forme, et surtout disparaît de la même manière. La seule différence que nous ayons ici est la forme un peu plus élargie de la tête, et le phénomène de retrait de la nucléine, que

Digitized by Google

l'on n'observe pas chez les Oursins. Il est intéressant de constater des processus de développement aussi analogues dans des classes d'animaux assez éloignées dans l'échelle zoologique.

Bibliographie.

La spermatogénèse des Annélides a été étudiée principalement par Bloomfield (7) et par Jensen (31). Bloomfield décrit avec beaucoup de détails le développement des spermatozoïdes du Lombric. Chez cet animal, les cellules mères des zoospermes, ou spermatospores, engendrent par division nucléaire des spermatosphères, c'est-à-dire de gros amas cellulaires dont chaque partie est un spermatoblaste, autrement dit une cellule qui se transformera en spermatozoïde. Ces spermatoblastes se groupent à la périphérie de la sphère, entourant une portion centrale, le blastophore, qui reste passif dans le développement des spermatozoïdes, et joue seulement le rôle de cellule de soutien. Lorsque les noyaux des cellules filles sont groupés à la périphérie du blastophore, l'évolution des spermatozoïdes s'effectue, de telle façon que la queue du zoosperme provient du protoplasme, tandis que la tête est formée par le noyau du spermatoblaste. Lorsque les spermatozoïdes sont mûrs, ils se détachent, et le blastophore disparaît.

Jensen (31) a étudié attentivement la spermatogénèse de *Clitellio arenarius*. Il décrit chez cette espèce la formation d'un cytophore (qui est l'homologue du blastophore de Bloomfield), et il nomme spermatocytes les cellules qui se groupent à la périphérie de ce cytophore pour se transformer en spermatozoïdes. Voici, en deux mots comment il décrit cette évolution. Il se forme à la périphérie du spermatocyte un filament très fin, qui s'allonge peu à peu aux dépens du protoplasme de la cellule; une partie de ce protoplasme se condense en outre à la base du filament, et forme un petit bouton réfringent. La cellule et le noyau s'allongent en bâtonnet. La tête du jeune spermatozoïde est formée par le noyau, sauf à la partie antérieure où l'on voit une gouttelette protoplasmique incolore, et à la partie postérieure où se trouve le petit globule dont nous venons de parler.

Le noyau continue à s'allonger et s'effile en avant; en même temps on observe la disparition d'une portion de la substance nucléaire, dont il ne reste plus que la partie postérieure, qui forme

Digitized by Google

la véritable tête du spermatozoïde. JENSEN insiste sur ce fait qu'il y a disparition véritable de la nucléine et non condensation, car la portion qui subsiste n'augmente pas de réfringence. Cette opinion me paraît difficilement admissible, et il est probable qu'il n'y a là qu'un phénomène de retrait de la nucléine, comme nous l'avons observé chez l'*Eteone*.

Le spermatozoïde mûr est alors composé des parties suivantes: 1° un filament antérieur pâle, provenant du protoplasme du spermatocyte; 2° la petite portion persistante du noyau, ou tête proprement dite; 3° un petit bouton très réfringent provenant aussi du cytoplasme; 4° la partie épaissie du long filament caudal, formée au début par le protoplasme du spermatocyte, et ensuite par celui du cytophore, et 5° la partie mince de la queue, dérivant seulement du protoplasme du spermatocyte.

Dans sa grande monographie des Capitellides, EISIG (18) décrit rapidement l'origine des spermatozoïdes dans cette famille. Il paraîtrait que chez *Capitella*, la spermatogénèse se rapproche beaucoup de celle du Lombric.

Il se forme partout des spermatosphères, à la périphérie desquelles se groupent les spermatoblastes, aux dépens desquels se formeront les zoospermes. Ces derniers ont en général un globule procéphalique, et souvent aussi deux petits globules entre la tête et le filament caudal. L'auteur ne s'occupe pas en détail de l'origine des différentes parties du spermatozoïde.

VI. Spermatogénèse chez les Tuniciers.

Méthode employée.

J'ai choisi comme représentants de l'Embranchement des Tuniciers les Salpes, dont la spermatogénèse n'a, à ma connaissance, encore jamais été étudiée, et parmi celles-ci je me suis occupé plus spécialement de la *Salpa virgula* Vogt. Cette espèce n'est pas très rare dans la baie de Villefranche pendant l'hiver.

Si l'on examine, pendant les mois de février ou de mars un testicule de cet animal, on le trouve généralement rempli de spermatides en voie d'évolution, et de spermatozoïdes mûrs, mais je n'y ai rencontré que rarement des stades d'évolution plus jeunes. Je m'occuperai donc seulement du développement des spermatozoïdes aux dépens des spermatides.

Pour l'étude de cette espèce, j'ai employé les mêmes méthodes

Digitized by Google

que pour les animaux déjà décrits. Cependant les meilleures préparations m'ont été fournies par l'emploi du chlorure de manganèse en solution aqueuse à 5 %. Ce réactif fixe admirablement les cellules, sans en altérer aucunement la forme, et en faisant apparaître distinctement le noyau. Il a, en outre, l'avantage de dissoudre le vert de méthyle et le Dahlia, ce qui permet de fixer et de colorer en même temps les éléments spermatiques, sans que le protoplasme soit altéré, comme cela arrive par l'emploi du vert de méthyle acétique. Il est toujours bon, cependant, d'employer ce dernier liquide comme moyen de contrôle dans l'étude de l'élément nucléinien.

La solution de potasse caustique m'a aussi été utile pour déterminer exactement la localisation de la nucléine dans le noyau, particulièrement pour l'étude du fil spiral qui entoure la tête du spermatozoïde.

Spermatogénèse.

Si l'on dilacère une portion d'un testicule de *Salpa virgula* dans une goutte d'eau de mer, on y trouve des spermatozoïdes à différents degrés de développement. A l'époque où j'ai étudié cette espèce, la spermatogénèse était déjà assez avancée; cependant j'ai pu encore observer quelques spermatocytes en train de se diviser par caryocinèse, et il m'a semblé aussi qu'avant la formation des cellules de la dernière génération, ou spermatides, il s'opérait une dernière division par simple étranglement du noyau (division acinétique).

Ces spermatides (pl. 10 fig. 147 et 149) sont des cellules sphériques, de 12 à 14 μ de diamètre; leur protoplasme est finement granuleux, et on y remarque en outre trois ou quatre globules réfringents, ou cytomicrosomes. Le noyau est sphérique, d'un diamètre de 6 μ et pourvu d'une membrane mince et finement réticulée; l'intérieur est rempli par la nucléine d'aspect homogène, et répandue uniformément dans un plasma hyalin.

Étudions maintenant la formation du spermatozoïde aux dépens de cette cellule. En général, chaque spermatide se développe isolément; cependant il est des cas où le développement a lieu par groupes de trois à quatre (pl. 10 fig. 161 et 162), et quelquefois même, comme nous le verrons plus tard, on assiste à la formation d'un véritable cytophore composé de dix à douze spermatides.

Nous nous occuperons d'abord de l'évolution d'une spermatide isolée. Tandis que chez les animaux étudiés jusqu'à présent, c'est

Digitized by Google

généralement par l'ébauche du filament caudal que commence le développement du spermatozoïde, ici la queue apparaît ordinairement beaucoup plus tard, et c'est le noyau de la cellule qui se modifie en premier lieu. Ce noyau devient ovalaire, puis fusiforme, et prend enfin la forme d'un long bâtonnet. Il arrive ainsi à être en contact avec la membrane cellulaire par ses deux bouts (pl. 10 fig. 149 et 150). Ici au lieu que ce soit, comme c'est le cas le plus fréquent, la membrane cellulaire qui cède, et s'allonge en suivant la forme du noyau, c'est ce dernier au contraire, qui, moins résistant, se replie à l'intérieur de la cellule à mesure qu'il continue à s'allonger.

A ce moment, la spermatide se présente donc sous la forme d'une cellule ronde, renfermant un noyau replié en forme de C (pl. 10 fig. 155). L'aspect de ce stade isolé pourrait faire croire que c'est le boyau nucléinien de la cellule spermatique qui va à lui seul former la tête du spermatozoïde. Mais si l'on suit pas à pas le développement, on constate facilement que c'est le noyau tout entier qui a pris cette forme.

Le reste de la cellule est rempli par le cytoplasme qui, de granuleux qu'il était dans les spermatides, tend à devenir de plus en plus homogène, en se préparant ainsi à la formation de la queue.

Nous avons vu que la cellule renfermait un certain nombre de granulations. Ces cytomicrosomes ont un sort assez différent de celui que nous avons observé chez les animaux étudiés jusqu'à présent. En effet, ces globules se réunissent en général en une seule masse, qui constitue le noyau accessoire. Chez l'espèce qui nous occupe, cela n'est pas le cas. Ici les cytomicrosomes, qui sont très visibles dans la jeune spermatide (pl. 10 fig. 147 et 149) tendent à s'effacer lorsque le noyau commence son évolution; ils se dissolvent dans le protoplasme de la cellule, et disparaissent ainsi isolément, sans s'être réunis pour former un Nebenkern (pl. 10 fig. 155, 156, 153).

Nous n'avons donc pas ici de noyau accessoire proprement dit; il est incontestable cependant, que les microsomes de la spermatide ont la même valeur morphologique, et que nous pouvons les assimiler au noyau accessoire que nous avons observé chez les Ptéropodes et les Céphalopodes. Dans ces deux derniers cas, il disparaît aussi avant la maturation du spermatozoïde. Chez la *Salpa*, ce phénomène de dissolution dans le cytoplasme se présente à un stade un peu plus précoce, mais sa signification reste la même.

Pendant que la disparition des cytomicrosomes s'accomplit, nous

Digitized by Google

voyons le protoplasme cellulaire commencer à émettre un fin filament. En même temps, la membrane cellulaire se dissout peu à peu, ce qui permet à une partie du cytoplasme de couler le long de la jeune queue, pour aller former une gouttelette à son extrémité. C'est aux dépens de cette gouttelette que le filament caudal va s'allonger, comme nous l'avons déjà souvent observé (pl. 10 fig. 151—153). La formation de la queue a lieu près d'une des extrémités du noyau recourbé, qui continue à s'allonger en s'amincissant. Puis, comme il n'est plus retenu par la membrane cellulaire qui s'est résorbée, il se redresse peu à peu, et forme un bâtonnet cylindrique.

En même temps, le reste du cytoplasme continue à couler en gouttelettes le long de la queue, pour aller contribuer à son allongement. Le noyau du spermatozoïde a maintenant la forme d'un bâtonnet de 20 μ de long sur 1 μ environ de diamètre, terminé en pointe à la partie antérieure et arrondi à la partie postérieure, à laquelle est fixée directement la queue sans aucune formation intermédiaire. Le filament caudal entièrement développé atteint alors une longueur de 50 μ environ. Quant au noyau, qui forme la tête du spermatozoïde, il présente une structure particulière sur laquelle nous aurons à revenir, mais auparavant jetons un coup d'œil en arrière sur l'évolution des spermatides.

On observe, en effet, de grandes variations dans leur mode de développement, principalement dans ce qui touche l'ordre de formation des différentes parties du spermatozoïde. En général, le filament caudal ne commence à se former que lorsque le noyau s'est déjà considérablement allongé. Mais on observe aussi des cas où la queue se forme beaucoup plus tôt. On voit quelquefois des spermatides ayant encore leur noyau sphérique, et possédant déjà une queue d'une certaine longueur (pl. 10 fig. 151). Au contraire, on rencontre souvent le cas où la tête du spermatozoïde est complétement développée, et a déjà sa forme définitive, tandis que la queue est à peine ébauchée (pl. 10 fig. 156 et 157). Ces différences dans l'ordre de formation des deux parties du spermatozoïde se rencontrent constamment dans l'étude de la spermatogénèse, et nous en avons déjà constaté de nombreux cas. Elles n'ont, du reste, aucune importance au point de vue théorique.

Une seconde modification importante qui se produit dans le développement des spermatozoïdes est celle qui a trait à la réunion de plusieurs spermatides en une masse commune. Dans la règle, chaque spermatozoïde se développe isolément. Mais souvent, lors

Digitized by Google

de la division des spermatocytes en spermatides, il arrive que cette division ne s'effectue pas complétement. Le noyau du spermatocyte seul se partage en deux, tandis que le protoplasme reste commun aux deux noyaux fils. On voit ainsi souvent deux spermatozoïdes se développer conjointement; chacun des deux noyaux forme une tête, et le protoplasme de la cellule mère fournit les matériaux nécessaires à la formation des deux queues. Les deux zoospermes ne se séparent que lorsqu'ils sont complétement développés (pl. 10 fig. 148 et 154).

On voit souvent aussi des cellules à trois ou quatre noyaux former autant de spermatozoïdes (pl. 10 fig. 161 et 162); j'ai même eu l'occasion d'observer quelques cas où ce mode de développement était poussé beaucoup plus loin. Il arrive quelquefois que les différentes générations de spermatocytes, au lieu de se séparer en autant de cellules filles, restent toutes réunies en une seule masse unique, semblable en tous points aux spermatogemmes que La Valette St. George a décrites chez plusieurs animaux. On voit alors 12 ou 15 noyaux se grouper régulièrement à la périphérie d'une grosse cellule qui constitue un véritable cytophore, autour duquel les spermatozoïdes se développent. Il est à remarquer que ce cytophore ne possède pas de noyau central; ce n'est qu'une masse protoplasmique, et tous les noyaux qu'elle renferme forment chacun un zoosperme.

Ce mode de développement n'est, du reste, que l'exception: dans la règle, chaque spermatozoïde se développe isolément. Mais dans tous ces cas, je le répète, la valeur morphologique des différentes parties du spermatozoïde reste la même. La tête du zoosperme est toujours formée par un noyau unique et entier, et le filament caudal est toujours d'origine cytoplasmique.

Étudions maintenant plus en détail le spermatozoïde mûr. Il se compose de deux parties principales (pl. 10 fig. 158):

1° La tête, qui a la forme d'un bâtonnet cylindrique, long de 20—22 μ et large de 1 μ. Elle est terminée en pointe à la partie antérieure et arrondie à l'extrémité postérieure. Si l'on examine ce segment céphalique sous un fort grossissement, il semble être strié transversalement. Un examen plus attentif montre que cette apparence de striation est produite par un filament enroulé en spirale. Ce filament est très fin, et entoure la tête d'une extrémité à l'autre, en faisant une vingtaine de tours de spire (pl. 10 fig. 159). Nous

Digitized by Google

nous trouvons ici en présence d'une formation semblable à celle qui a été décrite chez les spermatozoïdes de plusieurs animaux, en particulier chez le *Gammarus pulex* par LEYDIG (48) et qui a été plus récemment étudiée en détail par JENSEN (32) chez le Rat, avec cette différence que, chez ce dernier animal, le filament est entouré autour de la queue du spermatozoïde.

Chez la Salpe, ce fil spiral n'apparaît que très tard, lorsque le zoosperme est presque arrivé à maturité. Les colorants de la chromatine le laissent intact, il n'est donc pas formé par la nucléine du noyau, et paraît plutôt provenir d'une condensation du caryoplasma. Si l'on traite le spermatozoïde par un alcali, la potasse caustique par exemple, le bâtonnet de nucléine central se dissout, tandis que le filament spiral n'est pas attaqué, ce qui prouve encore en faveur de son origine plasmatique (pl. 10 fig. 160). Remarquons, en outre, qu'il ne peut provenir que du plasma nucléaire, et non du cytoplasme, puisque ce dernier se sépare du noyau pour former la queue longtemps avant l'apparition du fil spiral. Tout le segment céphalique provient donc, comme nous l'avons vu, du noyau de la spermatide.

2° La queue du spermatozoïde est formée par un simple filament très fin, long de 80 μ. Elle est fixée directement à la tête sans aucun segment intermédiaire. Elle est formée par le cytoplasme de la spermatide.

Conclusions.

Il nous reste à réunir les faits observés jusqu'ici, et à tâcher d'en tirer quelques conclusions générales. Je n'ai pas la prétention, cela est évident, de vouloir généraliser sur tout le règne animal des phénomènes observés chez cinq ou six groupes d'Invertébrés pris un peu au hasard; mais comme, chez toutes les espèces que j'ai étudiées, on retrouve une certaine uniformité dans le processus de la spermatogénèse, je vais résumer en peu de mots mes observations.

La spermatogénèse proprement dite, c'est-à-dire l'évolution de la cellule sexuelle que nous avons nommée spermatide, en spermatozoïde, n'est que le changement de forme d'une cellule dans un but déterminé. Le principe héréditaire de l'organisme paternel se transmet, par un procédé que nous ignorons, dans les cellules séminales du testicule. Pour qu'un nouvel organisme

Digitized by Google

puisse prendre naissance, il faut que les deux cellules qui renferment ce principe héréditaire puissent arriver à se fusionner. La cellule sexuelle mâle, ou spermatide, doit féconder la cellule femelle, c'est-à-dire l'ovule, et le développement du spermatozoïde aux dépens de cette spermatide, n'est qu'un phénomène secondaire d'adaptation, servant à faciliter le rapprochement de ces deux cellules.

Le zoosperme n'est qu'une spermatide qui a changé de forme, c'est donc une véritable cellule, dans laquelle nous devons retrouver les deux parties constituantes de toute cellule animale, le noyau et le protoplasme. Étudions séparément chacune de ces parties; après quoi nous dirons quelques mots d'un troisième élément que nous rencontrons dans les cellules sexuelles, le noyau accessoire.

1. Noyau.

On admet généralement, d'après les théories actuelles, que le noyau est la partie la plus importante de la cellule animale. C'est en lui que réside la fonction de reproduction, tandis que le cytoplasme préside surtout à la nutrition de la cellule. Il y a donc beaucoup de raisons pour regarder le noyau de la cellule sexuelle comme étant la partie destinée à transmettre le principe héréditaire de l'organisme paternel; l'étude de la spermatogénèse confirme pleinement cette manière de voir.

Il est, en effet, généralement admis par les auteurs qui ont étudié avec soin la spermatogénèse, que le noyau de la spermatide se retrouve dans le spermatozoïde, dont il forme la portion céphalique, la tête, ou corps du zoosperme. Comme nous venons de le voir, mes observations sont absolument d'accord avec cette théorie, et je suis intimement convaincu que l'on arrivera à retrouver dans tous les spermatozoïdes animaux un noyau plus ou moins normalement constitué.

Mais il est souvent difficile de constater sa présence; car autant il est facile, dans une cellule sphérique normale, comme la spermatide, de mettre le noyau en évidence, autant il est souvent malaisé, lorsque le spermatozoïde a pris sa forme définitive, de retrouver ce noyau. Deux méthodes nous permettent d'arriver à ce but: en premier lieu, l'observation attentive de tous les stades d'évolution depuis la spermatide typique jusqu'à l'achèvement du spermatozoïde.

Digitized by Google

et en second lieu, et simultanément, l'application méthodique des réactifs histologiques, et principalement des colorants de la nucléine. On arrive ainsi à pouvoir dire avec une certitude presque absolue ce que devient le noyau de la cellule sexuelle, et quel rôle il joue dans la constitution du spermatozoïde.

Mais le noyau n'est pas un tout homogène et formé d'une seule substance. On y distingue deux parties, de constitution chimique bien différente: la nucléine, ou chromatine, et le plasma nucléaire, ou caryoplasma. L'étude combinée de la spermatogénèse et de la fécondation doit pouvoir nous renseigner sur l'importance et le rôle de chacune de ces deux parties.

Les belles découvertes qui ont été faites pendant ces dernières années sur les phénomènes de la caryocinèse, ont jeté un grand jour sur cette question, et la plupart des auteurs admettent actuellement que la nucléine, c'est-à-dire l'élément figuré du noyau, est la partie principale, et pour ainsi dire vitale de la cellule, tandis que le plasma environnant n'est qu'un suc d'une importance secondaire pour la vie et la reproduction des cellules. Je crois aussi que la nucléine est la portion principale du noyau, et il est fort probable que c'est par elle que se transmet l'hérédité des parents, mais je suis persuadé que le plasma nucléaire a aussi son importance dans la formation du spermatozoïde, et dans l'acte de la fécondation. Quelques auteurs, qui ont étudié la spermatogénèse, ont cru s'apercevoir que c'était la portion chromatique seule du noyau de la spermatide qui constituait tout le spermatozoïde. Si cette hypothèse était confirmée, on serait fondé à admettre que le caryoplasma ne joue aucun rôle dans la fécondation; mais toutes les recherches récentes tendent à prouver que cela n'est pas le cas, et que, comme nous l'avons vu aussi chez les animaux que nous venons d'étudier, la tête du spermatozoïde est constituée par un noyau entier, et formé donc de deux parties, la nucléine et le caryoplasma.

Si nous examinons les relations qu'ont entre elles ces deux parties, nous trouvons qu'elles sont très variables suivant le stade d'évolution des spermatozoïdes. Quelques mots d'explication à ce sujet: tant que les cellules séminales sont en voie de division cinétique, c'est-à-dire pendant la série des générations de spermatocytes, la nucléine et le caryoplasma restent nettement différenciés. La nucléine affecte la forme d'un boyau plus ou moins enchevêtré, qui, au moment de la division cellulaire, se groupe en anses qui se

Digitized by Google

scindent en deux parties suivant un procédé que je n'ai pas à décrire ici. Nous observons pendant la caryocinèse des figures assez compliquées dont le but est évidemment de répartir d'une façon absolument précise entre les deux cellules filles l'élément nucléinien de la cellule mère.

La formation d'un boyau de nucléine dans les cellules animales n'existe donc que dans le but de la division. On pourrait donc admettre à priori que dès qu'une cellule animale est arrivée, pour une raison ou pour une autre, à un stade de son existence où elle ne doit plus se diviser, le boyau de nucléine, n'ayant plus sa raison d'être, doit disparaître.

Or c'est précisément ce cas que nous observons dans les spermatozoïdes. Comme nous l'avons vu, les spermatocytes, par une série de divisions successives, donnent naissance en dernier lieu aux spermatides, c'est-à-dire à une génération de cellules qui doivent se transformer directement en spermatozoïdes, sans subir de division ultérieure.

L'observation confirme ici pleinement cette théorie, et j'ai toujours observé que, dans les spermatides, le noyau perd son aspect structuré. Le boyau disparaît, et la nucléine se dissout dans le caryoplasma pour former une seule masse homogène.

Nous remarquons tout de suite que ce mélange intime des deux parties constituantes du noyau est d'une grande utilité pour le développement ultérieur du spermatozoïde. En effet, il est rare que le noyau des zoospermes conserve sa forme sphérique. Dans la plupart des cas, il s'allonge, et prend la forme, soit d'un cône, soit d'un bâtonnet. Nous l'avons vu se tordre en hélice; chez quelques animaux, comme chez les Crustacés par exemple, il se présente sous les aspects les plus variés.

Nous concevons fort bien qu'un globule homogène puisse prendre ces différentes formes, tandis que si le noyau restait composé de deux parties distinctes et structurées, et renfermait soit un boyau, soit un réticulum plus ou moins compliqué, il nous serait difficile de comprendre comment il peut se plier à ces changements de forme si complexes.

Les auteurs qui ont étudié la spermatogénèse décrivent généralement le noyau des spermatozoïdes comme paraissant homogène, mais comme étant réellement structuré (granuleux, etc.), ce dont on peut se convaincre par l'emploi de certains réactifs. En effet, la plupart des réactifs fixateurs font apparaître une sorte de structure dans les

Digitized by Google

noyaux des zoospermes, mais il me semble que cette structure n'est qu'une modification artificielle de la substance nucléaire. Si, comme je l'admets, la nucléine des spermatozoïdes est à l'état de dissolution dans le caryoplasma, lorsqu'on ajoute un réactif acide, qui ne dissout pas la nucléine, cette dernière doit évidemment se précipiter sous une forme plus ou moins granuleuse; c'est un phénomène chimique élémentaire; et puisque sur les éléments frais, l'état homogène est celui que l'on observe, il me semble plus naturel d'admettre que l'état granuleux n'est qu'une altération due à l'emploi des réactifs fixateurs.

Nägeli a dit que la nucléine se trouvait dans un état organisé avant, pendant et après la fécondation. Je ne peux pas être de son avis, et je crois qu'il y a, au moment de la maturation du spermatozoïde, un stade où la nucléine est à l'état de dissolution dans le plasma nucléaire. Cet état dure jusqu'après la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf; alors le noyau reprend sa forme structurée pour se fusionner avec le noyau femelle.

Deux mots encore au sujet de la division acinétique des cellules séminales. Comme nous l'avons vu, les spermatocytes se multiplient dans la règle par caryocinèse; mais on observe quelquefois, à la fin de ce mode de division, une ou deux générations de cellules qui prennent naissance par simple étranglement du noyau (division directe, ou acinétique); voici comment je m'explique ce phénomène.

La division par caryocinèse est nécessaire pour diviser l'élément nucléinien des cellules sexuelles d'une façon rigoureusement exacte. Si l'on admet que la nucléine renferme le principe héréditaire de l'organisme paternel, il est important que ce principe soit divisé avec la plus grande régularité possible entre les différentes cellules filles, afin que toutes renferment les mêmes facultés héréditaires.

D'un autre côté, si, comme l'ont admis certains auteurs, il y aurait, dans le cours de la spermatogénèse une ou plusieurs divisions qui seraient homologues de l'élimination des globules polaires que l'on observe chez l'œuf, il est évident que cette expulsion des corpuscules polaires mâles doit se faire aussi par caryocinèse.

Je n'entrerai pas ici dans la discussion de la probabilité de ce phénomène, n'ayant pas pu faire d'observations concluantes à ce sujet, et je me borne à citer l'hypothèse de quelques auteurs. Je ne m'occuperai pas non plus de la signification des globules polaires; c'est un sujet de controverse actuelle qui m'entraînerait trop loin; mon but est seulement d'arriver à cette conclusion, que la division

Digitized by Google

caryocinétique des spermatocytes est destinée à fournir à chaque cellule séminale une substance nucléaire ayant exactement la constitution organique et chimique nécessaire à la fécondation.

Or il peut arriver que lorsque les noyaux ont acquis ces propriétés, ils soient encore trop volumineux pour former des spermatozoïdes. Ils sont alors obligés de se fractionner encore une ou plusieurs fois, dans le seul but d'acquérir les dimensions nécessaires, et ce fractionnement se fait alors par voie acinétique. La division des spermatocytes par simple étranglement est donc uniquement destinée à donner à chaque spermatide la **quantité** de substance nucléaire nécessaire à la formation d'un spermatozoïde, cette substance ayant déjà acquis les qualités requises, grâce aux divisions antérieures par voie caryocinétique.

2. Cytoplasme.

Nous avons admis que le noyau était la partie principale de la cellule sexuelle; c'est en lui que siége la faculté de reproduction, tandis que le protoplasme cellulaire préside aux fonctions de la vie végétative, c'est en quelque sorte le magasin de nourriture de la cellule. Il n'est donc pas étonnant de voir que les cellules qui mènent une vie active et qui se multiplient rapidement, comme les spermatogonies et les spermatocytes, soient riches en protoplasme.

Au contraire, lorsque la dernière division cellulaire a eu lieu, et que les spermatozoïdes se forment, la cellule sexuelle est arrivée au terme de son existence individuelle: elle n'a plus besoin de se nourrir, puisqu'elle ne doit plus se fractionner; sa partie protoplasmique est donc devenue inutile, et ce n'est plus que le noyau qui est appelé à jouer un rôle dans l'acte de la fécondation.

Le spermatozoïde n'ayant plus besoin de protoplasme, il devient évident que ce dernier doit disparaître, à moins qu'il ne puisse se modifier dans un but utile à la fécondation. Or c'est précisément ce qui arrive.

Dans la plupart des cas, en effet, le noyau mâle doit parcourir un certain espace pour arriver en contact avec l'ovule. Le spermatozoïde a donc besoin d'un organe locomoteur, et c'est le cytoplasme de la cellule séminale qui se charge de ce rôle; de cette façon il n'y a aucune partie perdue dans la cellule.

Digitized by Google

La queue du spermatozoïde est donc formée par le cytoplasme de la spermatide. L'étude attentive de son développement me l'a toujours prouvé; mais nous avons, en outre, une raison théorique d'une certaine valeur à l'appui de cette manière de voir.

Nous considérons, en effet, la fécondation proprement dite comme la conjugaison plus ou moins intime, dans l'intérieur de l'œuf, de deux noyaux, le noyau mâle et le noyau femelle. Or nous observons toujours, au moment de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, que le filament caudal reste en partie à l'extérieur de l'ovule, et que même la portion qui a pénétré à l'intérieur avec le noyau, ne le suit pas jusqu'à sa rencontre avec le pronucléus femelle, mais reste en arrière, et se dissout finalement dans le vitellus. Si donc le filament caudal était d'origine nucléaire, toute la partie du noyau employée à le former serait perdue, ce qui est fort peu probable.

La queue du spermatozoïde n'est donc qu'un organe d'importance secondaire; c'est un organe locomoteur, servant uniquement à amener le spermatozoïde en contact avec l'œuf. Elle pourra donc se présenter sous des aspects assez variés, suivant le mode de fécondation propre à chaque animal. Cependant sa forme la plus fréquente est celle d'un filament long et mince, animé de mouvements ondulatoires plus ou moins rapides. Il nous faut remarquer que le volume de la queue est en général beaucoup plus faible que celui de la partie cytoplasmique de la cellule employée à la former. Il s'opère évidemment une condensation du protoplasme, dans le but de donner plus de rigidité au filament caudal, et lui permettre de résister aux mouvements souvent assez violents dont il est animé.

J'ajouterai encore quelques mots sur la membrane cellulaire. Cette dernière paraît jouer un très petit rôle dans la spermatogénèse. On l'observe en général assez distinctement chez les jeunes spermatides, sous la forme d'une très mince cuticule, mais dès que l'évolution du spermatozoïde commence, elle disparaît, et l'on n'en voit plus trace dans le cours du développement. Il est probable qu'elle se dissout dans le cytoplasme, et que sa substance concourt ainsi à la formation du filament caudal. Cependant, dans les spermatozoïdes de quelques animaux, par exemple chez les Siphonophores, elle semble persister jusqu'à l'achèvement complet du spermatozoïde, servant d'enveloppe commune au noyau et au Nebenkern. Il est probable qu'elle se dissout ultérieurement, au moment de la fécondation.

Digitized by Google

3. Noyau accessoire.

On a beaucoup écrit sur le noyau accessoire dans ces dernières années, et cependant on est encore loin d'être au clair sur l'origine et la signification de ce corpuscule, qui se rencontre d'une façon si générale dans les cellules séminales. Dans tous les animaux que j'ai observés, je me suis attaché à étudier aussi soigneusement que possible sa naissance, et le rôle qu'il remplit dans la formation du spermatozoïde, et voici les conclusions auxquelles je suis arrivé.

Le noyau accessoire, ou Nebenkern, est un corpuscule destiné à éliminer de la cellule séminale les substances devenues inutiles au spermatozoïde.

N'oublions pas en effet, que le spermatozoïde est une cellule véritable, mais qui a un rôle physiologique tout différent de celui des cellules dont il provient. J'appuierai surtout sur ce fait que le spermatozoïde est une cellule mûre, qui ne doit plus donner naissance à des cellules filles par division. Donc, tout ce qui, dans la cellule séminale, spermatocyte ou autre, est nécessaire uniquement pour l'acte de la division cellulaire, n'a plus sa raison d'être dans le spermatozoïde, et par conséquent doit être éliminé.

Après que la dernière division caryocinétique s'est effectuée, on voit dans le cytoplasme un certain nombre de corpuscules qui paraissent être les restes, soit du fuseau achromatique, soit du corpuscule polaire ou attractif, qui se forment pendant la division, et qui proviennent, comme cela a été prouvé, du plasma nucléaire de la cellule mère.

Ces granulations se retrouvent donc dans la spermatide, et forment ce que Prenant a nommé les cytomicrosomes; ils sont devenus inutiles pour la vie future de la cellule, ils doivent donc être éliminés. Pour cela nous les voyons se fusionner en un seul globule plus ou moins considérable, qui constitue le noyau accessoire de la cellule. Le Nebenkern se forme donc dans le cytoplasme de la spermatide, mais il provient réellement d'une portion du caryoplasma de la cellule mère. Je tiens à bien appuyer sur le fait qu'il ne se forme pas au dépens du noyau de la spermatide, comme certains auteurs l'ont admis. Il entre quelquefois en rapport avec lui, il est vrai, mais ce n'est jamais que secondairement; en outre, le noyau véritable a toujours exactement les mêmes dimensions

Digitized by Google

avant et après la formation du Nebenkern, ce qui ne serait pas le cas si ce dernier se formait à ses dépens.

Voici pour l'origine du noyau accessoire: maintenant que devient-il pendant la maturation du spermatozoïde? Ici nous observons de grandes variations chez les différents animaux. Quelquefois, et c'est le cas le plus simple, il se détache simplement de la cellule et disparaît ainsi sans concourir en aucune façon à la constitution du spermatozoïde: c'est ce que nous avons observé chez l'*Eteone*, et accidentellement aussi chez les Échinides. D'autres fois, il persiste dans la tête du zoosperme à côté du noyau, comme chez les Siphonophores. Enfin, et c'est ce qui arrive le plus fréquemment, il peut se dissoudre simplement dans le cytoplasme, à un stade plus ou moins avancé de l'évolution du spermatozoïde, et sa substance est utilisée, en même temps que le reste du protoplasme, pour la formation du filament caudal.

Il se peut aussi que, chez d'autres animaux, le noyau accessoire forme le segment moyen du spermatozoïde; nous avons vu ce cas se présenter chez la plupart des Oursins; ainsi, comme on le voit, son rôle est éminemment variable, et lorsqu'il n'est pas simplement expulsé, il n'est utilisé que pour la formation d'une des parties secondaires du zoosperme. Dans tous les cas, le fait qu'il peut manquer totalement nous prouve avec évidence que ce corpuscule ne doit pas être regardé comme une des parties constituantes du spermatozoïde normal. Son existence n'est généralement que passagère, et il ne sert qu'à éliminer du spermatozoïde des substances qui ne sont pas nécessaires pour l'acte de la fécondation. Le noyau accessoire des cellules séminales n'est donc qu'un corpuscule de rebut.

Digitized by Google

Explication des Planches 8 à 10.

Remarques.

Toutes les figures (sauf la fig. 159) ont été dessinées au grossissement de $^{1000}/_{1}$; chaque millimètre sur le papier correspond donc à 1 μ. La plupart ont été faites avec l'objectif apochromatique 2,5 mm. de Zeiss (immersion à l'eau) sur des matériaux frais, et lorsque l'emploi de la chambre claire n'était pas possible, vu la mobilité des cellules, les dimensions exactes ont été prises au micromètre.

Planche 8.

Fig. 1—23. Spermatogénèse chez *Strongylocentrotus lividus* Brdt.
- 1. Spermatocyte.
- 2, 3. Spermatocytes en voie de division cinétique.
- 4. Dernière division par simple étranglement.
- 5. Spermatide.
- 6—10. Développement du filament caudal.
- 11, 12. Développement de spermatozoïdes jumaux.
- 13—18. Développement de la tête du spermatozoïde.
- 19, 20. Spermatozoïdes normaux de *Strongylocentrotus*.
- 21—23. Spermatozoïdes ayant perdu leur segment moyen.
- 24, 25. Spermatozoïdes de *Sphaerechinus granularis*.
- 26, 27. - d'*Echinus microtuberculatus*.
- 28, 29. - d'*Arbacia pustulosa*.
- 30—53. Spermatozoïdes de *Strongylocentrotus* sous l'influence de divers réactifs:
- 30. Chlorure de manganèse et Dahlia.
- 31. Dahlia dans l'eau de mer légèrement acide.
- 32. Chlorure de platine.
- 33. Vert de méthyle dans l'acide acétique à 1 %.
- 34. Bichlorure de mercure à 5 %.
- 35. Acide chlorhydrique dilué.
- 36. Acide nitrique à 3 %.
- 37. Acide acétique à 2 %.
- 38. Liquide de Flemming.
- 39. Liquide de Kleinenberg.
- 40. Acide osmique à 1 %.
- 41, 42. Acide osmique à 1 % et acide pyrogallique.
- 43. Carmin acétique de Schneider.
- 44. Alcool à 30 %.
- 45. Alcool absolu.
- 46, 47. Permanganate de potasse.
- 48, 49. Jode dans l'iodure de potassium.
- 50. Sulfate de cuivre à 10 %.
- 51. Eau douce.
- 52. Potasse caustique.
- 53. Soude caustique.

Digitized by Google

Fig. 54—69. Spermatogénèse chez *Halistemma rubrum* Vogt.
- 54. Grosse spermatogonie.
- 55. Spermatocyte, immédiatement avant la division.
- 56. Spermatocyte en voie de division cinétique.
- 57. Jeune spermatide.
- 58. Spermatide normale. Le noyau est devenu homogène, et les cytomicrosomes se sont fusionnés en un Nebenkern.
- 59—66. Développement de la queue du spermatozoïde.
- 67—69. Spermatides à deux noyaux, donnant naissance à deux spermatozoïdes jumaux.

Planche 9.

Fig. 70—72. Achèvement du développement des spermatozoïdes d'*Halistemma rubrum*.
- 73—76. Spermatozoïdes mûrs d'*Halistemma rubrum*.
- 77, 78. Deux phases du développement des spermatozoïdes de *Praya maxima*.
- 79. Spermatozoïde de *Gleba hippopus*.
- 80. Spermatozoïde de *Gleba hippopus* soumis à l'action du Dahlia acétique. Le noyau seul est coloré.
- 81—108. Spermatogénèse chez *Cymbulia Peronii* Cuv.
- 81. Spermatocyte.
- 82. Dernière division des spermatocytes, par simple étranglement du noyau.
- 83. Spermatide.
- 84. Origine de la queue du spermatozoïde.
- 85—88. La queue continue à s'allonger, et le noyau prend une forme ovalaire, puis piriforme. Les cytomicrosomes se sont fusionnés pour former un petit Nebenkern.
- 89—92. Continuation de l'allongement du noyau. Le cytoplasme coule le long de la queue, et le Nebenkern a disparu.
- 93—97. Aplatissement du noyau en forme de feuille.
- 98, 99. La nucléine se condense à la périphérie, et la feuille se tord en tire-bouchon.
- 100, 101. La tête du spermatozoïde continue à se tordre en hélice.
- 102. Spermatozoïde mûr de *Cymbulia Peronii*.
- 103—108. Développement de spermatozoïdes jumaux, dans des spermatides à deux noyaux.

Planche 10.

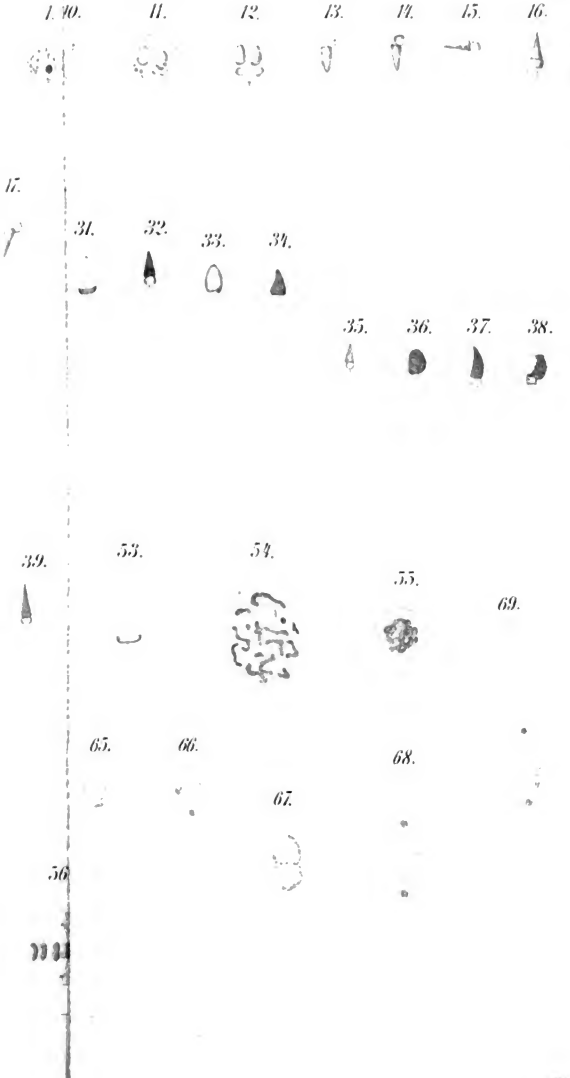
Fig. 109—132. Spermatogénèse chez *Sepia officinalis* L.
- 109, 110. Deux générations de spermatocytes.
- 111. Dernière division acinétique des spermatocytes.
- 112. Spermatide possédant un très petit Nebenkern.
- 113, 114. Développement du filament caudal.
- 115—122. Évolution de la tête du spermatozoïde. Le noyau s'allonge en bâtonnet, puis la nucléine se retire au centre, laissant en avant une gouttelette claire, la coiffe céphalique, et en arrière le segment

Digitized by Google

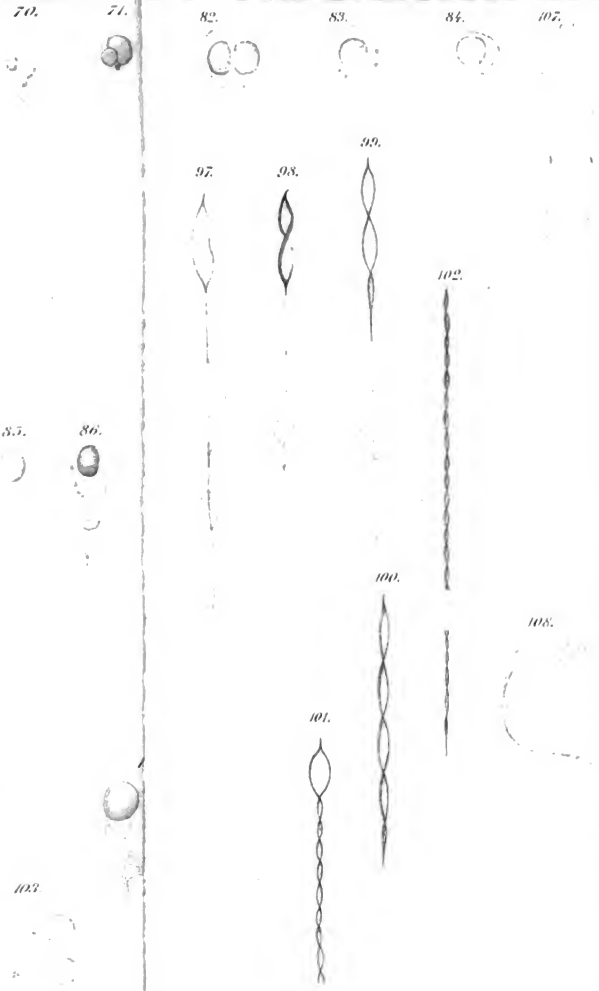
moyen, formé d'un espace clair et de deux petits trabécules, dont l'un forme un piquant, et l'autre sert de trait d'union entre la tête et la queue du spermatozoïde. Pendant cette évolution, le petit Nebenkern a disparu.

Fig. 123, 124. Spermatozoïdes mûrs de *Sepia officinalis*.
- 125. Tête d'un spermatozoïde, ayant perdu la coiffe céphalique, le segment moyen et la queue.
- 126. Spermatozoïde mûr, traité au vert de méthyle acétique.
- 127—131. Développement des spermatozoïdes dans des cellules multinucléées.
- 132. Gros cytophore, donnant naissance à un grappe de spermatozoïdes.
- 133—146. Spermatogénèse chez *Eteone pterophora* Ehlers.
- 133. Gros spermatocyte pourvu d'un nucléole.
- 134. Spermatide, avec 4 cytomicrosomes.
- 135, 136. Les cytomicrosomes se sont fusionnés en Nebenkern, et la nucléine se retire de la partie antérieure du noyau.
- 137—140. Formation de la queue du spermatozoïde par écoulement de la gouttelette de cytoplasme.
- 141. Jeune spermatozoïde; on y remarque la coiffe céphalique, la tête proprement dite, le segment moyen et la queue.
- 142. Séparation du segment moyen.
- 143. Spermatozoïde mûr d'*Eteone pterophora*. Le segment moyen a disparu.
- 144—146. Autre mode de développement de la queue du spermatozoïde.
- 147—160. Spermatogénèse chez *Salpa virgula* Vogt.
- 147. Spermatocyte.
- 148. Dernière division acinétique des spermatocytes.
- 149. Spermatide. Le noyau commence déjà à s'allonger.
- 150. Le noyau continue à s'allonger en bâtonnet.
- 151—153. Développement de la queue du spermatozoïde.
- 154. Deux jeunes spermatozoïdes jumaux.
- 155. Le noyau continue à s'allonger et se replie dans l'intérieur de la spermatide.
- 156. La membrane cellulaire s'est dissoute et le noyau se redresse.
- 157. Jeune spermatozoïde. La tête est déjà entièrement formée, tandis que la queue n'est qu'ébauchée.
- 158. Spermatozoïde mûr de *Salpa virgula*.
- 159. Une portion de la tête d'un spermatozoïde mûr (grossissement $^{2000}/_{1}$) montrant le fil spiral.
- 160. Spermatozoïde mûr traité à la potasse caustique. La nucléine a disparu, et le fil spiral n'est pas attaqué.

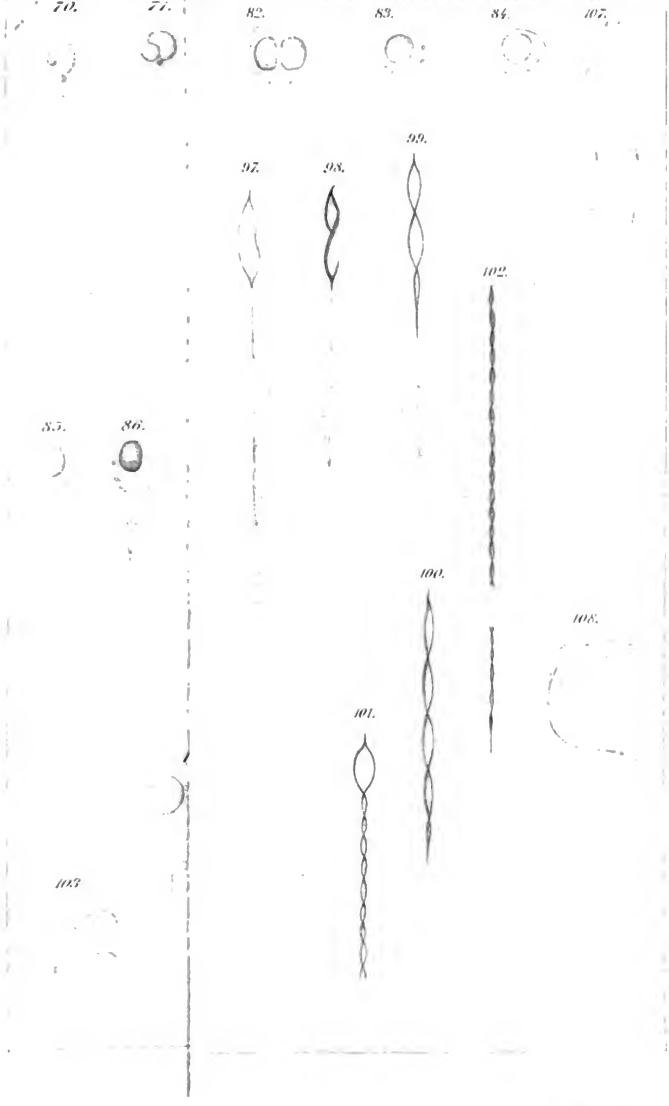
Digitized by Google



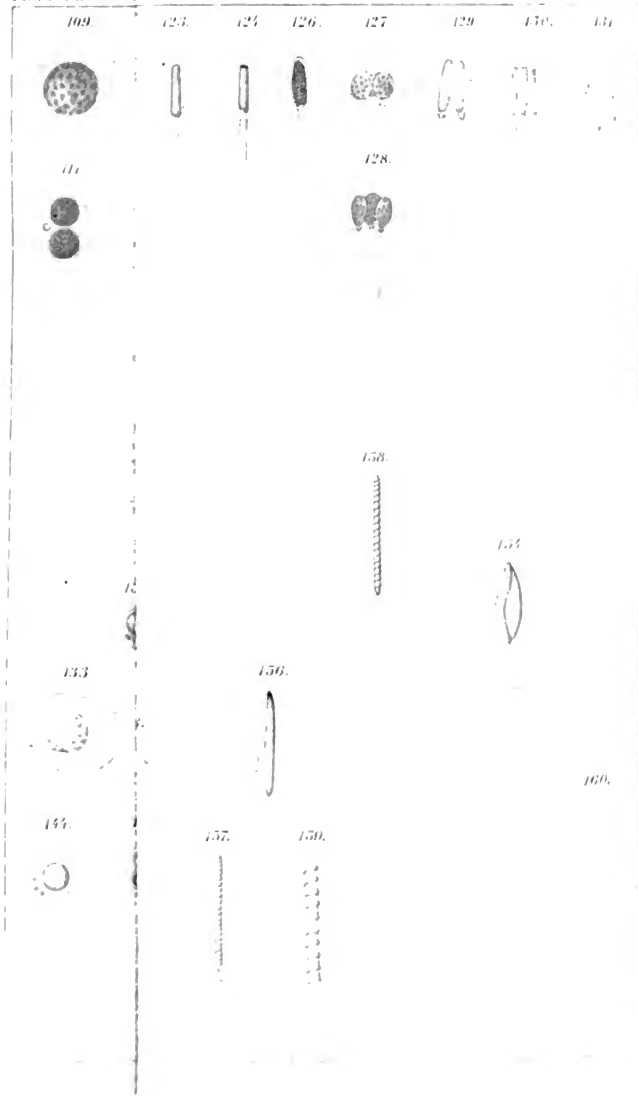
Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Wie bohrt Natica die Muscheln an?

Von

P. Schiemenz
in Neapel.

Mit Tafel 11.

In den letzten Jahren habe ich einige Male, ich weiß nicht mehr wo, gelesen, dass die runden Löcher in den Muschelschalen, welche man so häufig am Meeresufer ausgeworfen findet, von *Natica* herrühren und zwar mittels der Radula gebohrt würden. Eine kleine Umschau in der Litteratur ließ mich denn auch erkennen, dass diese irrige Auffassung noch heute die allgemein gültige zu sein scheint. Viele Notizen über diesen Gegenstand habe ich freilich nicht gefunden, aber es mag wohl sein, dass sich in der so ausgedehnten Litteratur über Mollusken hier oder da zerstreut und verborgen hierhergehörige Bemerkungen vorfinden mögen, die mir nicht aufgefallen sind; doch hoffe ich, dass man mir das Übersehen derselben nicht zu hoch anrechnen wird. Selbstverständlich kann ich hier auch nur auf diejenigen Angaben Bezug nehmen, welche das Anbohren von Muscheln oder Schnecken betreffen, und ich lasse diejenigen über das Bohren in Stein, Kalk, Korallen oder Holz ganz bei Seite.

Hancock[1] glaubte gefunden zu haben, dass die Radulazähne

[1] Alb. Hancock, Note on the boring apparatus of the carnivorous Gasteropods etc. in: Ann. Mag. N. H. Vol. 15. pag. 113—114. 1845 und in: Amer. Journ. Sc. (2) Vol. 1. pag. 130—131. 1846.

Eine ältere Arbeit von Réaumur, Observations sur la manière dont un petit coquillage appellé en latin Trochus ou Turbo, perce la coquille d'une moule pour succer la moule. in: Mém. Acad. Sc. Paris. 1708. Hist. pag. 28 ist mir nicht zugänglich gewesen.

Digitized by Google

der Eolididae z. Th. aus Kieselsäure bestehen, und schließt aus ihrer Ähnlichkeit mit den Zähnen von *Buccinum*, dass auch die letzteren Kieselsäure enthalten und so ihren Besitzer befähigen, auch ohne Anwendung von Säuren, die Schalen anderer Mollusken anzubohren. Jedoch schon KEFERSTEIN [1] bezweifelt das Vorkommen von Kieselsäure in der Radula und hebt hervor, dass HANCOCK's Befund von Niemand bestätigt worden ist. Dies hinderte jedoch WOODWARD nicht, HANCOCK's Angaben in der 2. Auflage seines Lehrbuches [2] von 1871 unbeirrt wiederzubringen, und eben so wenig FISCHER, den betreffenden Passus von WOODWARD in seinem Lehrbuche [3] zu reproduciren. Später berichtete HANCOCK [4], dass es ihm öfters gelungen sei, *Purpura* dabei zu überraschen, wie sie *Mytilus* ausfraß. Er glaubte auch da noch, dass das Loch, welches $^1/_{16}$ Inch im Durchmesser zu haben pflegte und gerade groß genug war, um den Rüssel durchtreten zu lassen, durch die als Feile dienende Radula gebohrt werde. Es entging diesem Forscher jedoch nicht, dass die Radula nicht so breit war als das Loch, und es kam ihm schwer verständlich vor, wie eine schmale, bandförmige Zunge ein so kreisrundes Loch bohren könne. Es fiel ihm auch auf, dass die Schalenepidermis von *Mytilus* im Umkreis des Loches nicht einen zerrissenen sondern einen ganz glatten, ebenfalls kreisrunden Rand besaß. LEUCKART [5] schloss sich der Ansicht, dass die Radula das Bohrinstrument sei, an und dasselbe that KEFERSTEIN (l. c. pag. 1070). BOUCHARD-CHANTERAUX [6] beobachtete wiederholt, wie *Buccinum*, *Purpura* u. a. innerhalb 4—6 Minuten Muscheln anbohrten und glaubte, dass dies vermittels einer aus dem Magen erbrochenen Säure geschehe, welche durch die Mündung des Rüssels direct auf die anzubohrende Stelle der Schale ergossen werde. Bei dieser Thätigkeit umgebe der Vorderfuß den Rüssel jederseits mit einem Lappen, die sich vorn an einander legen, so denselben wie mit einer Scheide umhüllen und auf diese Weise während

[1] BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. 3. Bd. Malacozoa 2. Abth. pag. 949.

[2] S. P. WOODWARD, A manual of the Mollusca etc. 2. ed. London 1871.

[3] P. FISCHER, Manuel de Conchyliologie etc. Paris. 1880—1887.

[4] ALB. HANCOCK, On the boring of the Mollusca into rocks etc. in: Ann. Mag. N. H. (2) Vol. 2. pag. 225—248. T. 8. 1848.

[5] RUD. LEUCKART, in: BERGMANN & LEUCKART, Anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreichs. 2. Ausg. Stuttgart 1855. pag. 124.

[6] BOUCHARD-CHANTERAUX, . . ., Observations sur les hélices saxicaves du Boulonnais. in: Ann. Sc. N. (4) Tome 16. pag. 197—218. T. 4. 1861.

Digitized by Google

des Bohractes von dem Contact mit dem Meerwasser abschließen. Während des Bohrens mache das Thier mit keinem seiner Theile irgend welche Bewegungen. Wir werden später sehen, wie diese Beschreibung den Verhältnissen bei *Natica* außerordentlich nahe kommt.

Leidy[1] tritt dagegen wieder der Ansicht von Hancock bei. Nach ihm befindet sich das Bohrloch immer in der Nähe der Umbonen, und er ist geneigt, anzunehmen, dass sich *Natica* diese Stelle darum aussuche, weil sie von beiden Adductoren gleich weit entfernt ist, und letztere daher von ihr aus leicht zerrissen werden könnten, wodurch die Schale geöffnet und so die Weichtheile der Räuberin zugänglicher gemacht würden. Wir werden auf diese Hypothese später zurückkommen. Issel[2] beschreibt die Löcher, welche *Murex erinaceus* in die Austernschalen bohrt. Sie haben 1,5—2,5 mm im Durchmesser, sind rund und außen ein wenig weiter als innen. Auch er hält die Radula für das Bohrwerkzeug und beschreibt sogar den Vorgang des Bohrens. Das Thier soll nämlich um einen festen Punkt herum, welcher der Spitze seines Rüssels entspricht, unregelmäßige Bewegungen, bald nach der einen bald nach der anderen Seite ausführen. Das Loch befindet sich meist über dem Adductor oder einem der hauptsächlichsten Eingeweide, niemals am Schloss oder am Rande. Man hat Verf. versichert, dass eine Auster von einem Monat von einem kleinen *Murex* in einer halben Stunde angebohrt würde, wonach ein erwachsener *Murex* für eine erwachsene Auster 8 Stunden nöthig haben würde. Ingersoll[3] nennt unter den der Muschelzucht am gefährlichsten Bohrern an erster Stelle (außer *Fulgur*) *Lunatia* (*Natica*) *heros*, welche sich der Radula zum Bohren bediene. Lockwood (citirt nach Ingersoll pag. 696) giebt eine detaillirte Beschreibung des Bohractes, wie er sich »nach seiner Ansicht« bei *Fulgur* abspielt. Nachdem sich das Thier vermittels seines Fußes befestigt hat, wird die bandförmige Zunge bogenförmig gekrümmt und dann mit einer Stelle dieses Bogens auf den ausgesuchten Punkt der Schale aufgesetzt und abwechselnd nach beiden Seiten gedreht,

---

[1] Jos. Leidy, Remarks on *Mactra*. in: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia 1878. pag. 332—333.

[2] Art. Issel, Istruzioni pratiche per l'ostricoltura e la mitilicoltura. Genova. 1882. (pag. 158).

[3] Ernest Ingersoll, Mollusks in general. in: Fisheries and fish industries of the U. S. by G. B. Goode. Washington Sect. 1. Text pag. 687—710. 1884.

Digitized by Google

bis das Loch vollendet ist. Letzteres sei ganz »symmetrisch« und »regelrecht (true)«, und die Bohrthätigkeit sei sogar den Zähnen dienlich, indem diese durch die beschriebene Bewegung zugeschärft würden. Dessgleichen soll nach Tarr[1] *Urosalpinx cinerea* sich beim Anbohren der Austern an der amerikanischen Küste der Radula bedienen. Simroth[2] dagegen ist der Meinung, dass die Löcher nicht allein von der Radula gebohrt werden, sondern dass vorher eine Anätzung der betreffenden Stelle der Schale durch Säuren stattfinde.

In einer früheren Mittheilung[3] habe ich mir bereits erlaubt, für *Natica* wenigstens, daran zu zweifeln, dass die Radula oder Zunge das Bohrwerkzeug sei, und ich suchte dagegen eine auf der Unterseite des ausgestreckten Rüssels gelegene Drüse dafür verantwortlich zu machen. Näheres darüber theilte ich damals noch nicht mit, weil es mir nicht gelungen war, einige Beobachtungen, die ich für wünschenswerth hielt, anzustellen.

Wie bereits oben erwähnt, glaubte Hancock das Vorhandensein von Kieselsäure in der Radula auch bei den Raubschnecken annehmen zu müssen, offenbar von dem Gedanken geleitet, dass eine »hornige« oder »chitinöse« Radula nicht gut im Stande sein könne, Löcher in so harte Schalen, wie sie z. B. die *Venus*-Arten haben, zu bohren. Die Kieselsäure sollte dann wahrscheinlich nach seiner Ansicht den Zähnen der Zunge mehr Festigkeit verleihen.

Nach einer Untersuchung, welche Herr Dr. E. Herter auf meinen Wunsch anstellte, findet sich in der Radula von *Natica* keine nachweisbare Menge von Kieselsäure, so dass also das Bedenken, die hornig-weichen und elastischen Zähne seien nicht im Stande, die in Rede stehenden Löcher zu bohren, vollkommen bestehen bleibt.

Nehmen wir jedoch vor der Hand einmal an, das Bedenken wäre nicht gerechtfertigt, und *Natica* bohre wirklich mit den Zähnen, so könnte unmöglich ein solches Loch resultiren, wie es die angebohrten Muschelschalen aufweisen.

---

[1] R. S. Tarr, Natural enemies of the oyster. in: Science Vol. 6. pag. 392. 1885.

[2] H. Simroth, Bemerkungen zu Herrn Semon's Aufsatz über die Ausscheidung freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. pag. 287. 1889.

[3] P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). 1. Theil. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. pag. 467. Anmerkung 1. 1887.

Digitized by Google

Die Radula ist, wenigstens der Theil, welcher zur Wirkung kommt, wie bei den meisten Schnecken, so auch bei *Natica*, ein bandförmiges Organ, und die Zähne auf ihm sind so angeordnet, dass sie eigentlich nur in ganz bestimmter Richtung wirken können, und hiermit harmonirt auch die ganze Bewegung des Organs. Die mittleren Reihen der Zähne wirken nur in der Richtung vom vorderen Theile der Radula nach dem hinteren. Die seitlichen Zähne sind meist, und so auch bei *Natica*, lange, gekrümmte Haken, welche im Ruhezustande wegen der dann concaven Form der Radula von der Seite nach der Mittellinie eingeschlagen sind. Wenn sie in Thätigkeit treten soll, so wird die Radula nach vorn geschoben, dadurch ihre Rinnenform ausgeglichen und die Seitenzähne aufgerichtet. Beim Rückwärtsziehen der Radula wird diese wieder concav, und die Seitenzähne schlagen nach der Mittellinie nach Art von Haken in die Beute, und zwar wird ihre Funktion dabei durch die medianwärts gerichtete Krümmung ihrer Spitzen verstärkt. Wenn man nun bedenkt, dass die Bewegung der Radula stets eine solche ist, dass man sie sehr passend mit dem Lecken unserer Zunge verglichen hat, so ist es absolut nicht einzusehen, wie dabei mit dem eben beschriebenen Zahnapparat ein nahezu kreisrundes Loch gebohrt werden kann. Zur Herstellung eines solchen müsste sich die Radula ganz um ihre Achse drehen. Ganz abgesehen davon, dass etwas Ähnliches bisher von Niemand und auch nicht von mir trotz meiner langjährigen Beschäftigung mit Mollusken gesehen worden ist, so ist eine solche Bewegung wegen der anatomischen Verhältnisse (Musculatur etc.) der Zunge gar nicht möglich. Dass etwa dafür das Vorderende des Rüssels eine derartige Rotation ausführe, ist eben so unwahrscheinlich und zum Theil unmöglich[1]. Es ist natürlich und sowohl in der Anatomie des Rüssels als der Zunge begründet, dass letztere nicht immer genau in gerader Linie nach vorn zu wirken braucht; im Gegentheil kann die Zunge ziemlich weit nach beiden Seiten ausholen, und Issel will das ja auch bei dem Bohracte bemerkt haben, aber auch durch noch so starkes Ausholen nach rechts oder links könnte niemals ein rundes Loch entstehen. Doch nehmen wir einmal an, dass in Wirklichkeit Zunge oder Rüssel eine vollständige Drehung um ihre Achse machen könnten, so folgt doch

[1] Von der Annahme, dass sich das ganze Thier während des Bohractes um einen Punkt der Muschelschale dreht, sehe ich ab; bei *Natica* wäre das ganz ausgeschlossen.

Digitized by Google

schon aus der Form und Insertion der Zähne, dass auch dann entweder gar kein Loch gebohrt werden könnte, oder dasselbe eine ganz andere Gestalt haben müsste als es in Wirklichkeit hat. Wenn *Natica* ihre Radula auf eine Muschelschale aufsetzen wollte, so würden mit dieser zunächst nur die großen Seitenzähne in Berührung kommen, weil sie die mittleren Reihen bei Weitem überragen. Würde nun von der Schnecke ein Druck ausgeübt, und das müsste doch zum Zwecke des Anbohrens geschehen, so würden die Seitenzähne wegen ihrer sehr nachgiebigen Befestigungsweise entweder nach außen oder innen umgeschlagen werden. Meist wird wegen der nach innen gekrümmten Spitze das Letztere stattfinden, und dann ist von einem Bohren durch sie keine Rede mehr. Es könnten dann höchstens die von den Seitenzähnen unbedeckten Reihen der Mittelzähne in Wirkung treten, und das Loch würde viel zu klein ausfallen. Nehmen wir aber den ersten Fall an, dass beim Andrücken der Radula die Seitenzähne mit der Spitze gerade so aufstießen, dass sie nach der Seite umgeklappt würden, so könnte im günstigsten Falle ein Loch resultiren, welches im Anfangsstadium einen Durchschnitt wie Fig. 13 zeigen würde, wo die seitlichen tiefsten Stellen (5) von den Seitenzähnen und die geringe Einsenkung auf dem centralen Plateau von den Mittelzähnen herrühren würde. Jedenfalls müsste man aber auch eine der Thätigkeit der einzelnen Zähne entsprechende concentrische Streifung wahrnehmen können. Im Übrigen gilt für die Mittelzähne bezüglich des Umklappens bei der Ausübung des Druckes ganz genau dasselbe wie für die Seitenzähne, nur dass dasselbe hier entweder nach vorn oder nach hinten stattfinden würde, wodurch die Chancen der Hervorbringung eines brauchbaren Loches noch um ein Bedeutendes herabgemindert werden.

Wenn man in ein Bassin mit vielem Sande und vielen *Natica* eine reichliche Menge Muscheln giebt[1], so findet man nach einiger Zeit außer durchgebohrten und ausgefressenen Schalen, wenn man den Sand durchwühlt, auch hier und da Muscheln, welche nicht vollständig angebohrt sind, weil die vielen *Natica* sich zum Theil gegenseitig bei dem Bohracte stören oder auch beim Durchwühlen des Sandes von Seiten des Beobachters veranlasst werden, ihre Opfer fahren zu lassen. Ein halbvollendetes Loch zeigt nun Folgendes. Zunächst ist es kreisrund oder beinahe kreisrund oder oval

[1] Man thut gut, hierzu die wärmeren Monate zu wählen, da im Winter die *Natica*, in den Bassins wenigstens, keine große Fresslust zeigt.

Digitized by Google

(Fig. 9), sein Rand fällt ziemlich steil ab und geht ohne besonders markirten Absatz in die ganz glatte Bodenfläche über. Ist das Loch noch sehr flach, so sind mitunter noch die Rippen auf dem Boden dadurch sichtbar, dass sie noch um ein ganz Geringes höher stehen (Fig. 8). Bei vielen Löchern ist der Boden genau in der Mitte mit einem bald größeren bald kleineren Centralhügel (*c.h.* Fig. 7 und 9) versehen, dessen Fuß allmählich in den Boden verstreicht; doch ist dies, wie gesagt, nur bei einem Theile der Fall, und bei manchen ist er kaum wahrnehmbar angedeutet. Der Boden des Loches ist mit einem feinen Staub bedeckt, welcher sich fortkratzen lässt, von einer concentrischen Streifung oder irgend welcher Bearbeitung durch Zähne ist aber absolut nichts zu entdecken. Auch die Epidermis der Schale ist im Umkreis des Loches ganz glatt und nicht etwa ausgerissen und ausgefasert, wie sie es sein müsste, wenn die Radula nach Art einer Raspel daran herumgearbeitet hätte. Wenn schon die ganze Beschaffenheit des Loches dagegen spricht, dass die Radula das Bohrorgan sei, so ist vor Allem das häufige Auftreten des Centralhügels ganz und gar nicht damit vereinbar. Denn da (von den eigentlichen Seitenzähnen abgesehen) die mittleren Reihen von den Mittelzähnen die höchsten sind, so müsste der Boden, mag die Radula nun als Raspel dienen oder durch Rotation bohren, gerade in der Mitte tiefer sein, genau so wie in Fig. 13 (im Durchschnitt).

Ich habe nur von *Natica* herrührende Bohrlöcher untersucht, und man könnte mir einwenden, dass andere Schnecken, z. B. *Murex*, doch vielleicht mit der Radula bohrten. Ich kann das natürlich nicht absolut in Abrede stellen. *Murex trunculus* und *brandaris*, welche ich gleichfalls mit Muscheln zusammen in den Bassins hielt, scheinen nicht zu bohren; ich sah sie nur über verendende andere Schnecken herfallen, indem sie ihren Rüssel zwischen Deckel und Schale hineinsteckten und das Thier herausfraßen. Aber immerhin erlaube ich mir auf Grund der Beobachtungen an *Natica* auch für die übrigen Schnecken ein anderes Bohrorgan als die Radula annehmen zu dürfen. Es ist wahr, dass z. B. eine Austernschale bedeutend weicher ist als eine *Venus*-Schale, aber dafür ist erstere auch dicker im Allgemeinen, und jedenfalls sind die Radulazähne verhältnismäßig so weich und elastisch, dass die Schnecken, wollten sie mit diesen bohren, wohl kaum die Freude der Vollendung des Loches erleben würden.

Wird die Bohrthätigkeit lange genug fortgesetzt, so wird schließlich der Boden der Grube an einer Stelle durchbrochen. Dies ge-

Digitized by Google

schieht nicht an einem beliebigen Orte, sondern meist an einer ganz bestimmten Stelle, nämlich in derjenigen Hälfte der Grube, welche der Vorderseite der Muschel zugekehrt ist. Das Loch zeigt dann mehr oder minder nierenförmige Gestalt (Fig. 7 und 4), und man erkennt an den mit *r* bezeichneten Stellen ganz deutlich die Wirkung der nunmehr in Thätigkeit tretenden Zähne der Radula, indem der schneidende Rand des Loches unregelmäßig ausgekerbt ist (Fig. 4). Offenbar erweitert das Thier mit Hilfe der Zähne nun das Loch, welches nach seiner Vollendung in Fig. 6 dargestellt ist. Es ist hier der Boden vollständig beseitigt, die äußere Öffnung ist ein gutes Stück weiter im Durchmesser als die innere, und der Rand der letzteren ist ziemlich scharf, zeigt jedoch in ganz verschiedenem Grade feine Einkerbungen. Nicht gar selten werden Muscheln gerade dort angebohrt, wo beide Schalen zusammenstoßen (fast immer hinten), dann bekommt das Loch wegen der nach innen vorspringenden Schalenränder eine etwas complicirtere Form (Fig. 10 und 11). Aber gerade diese Art von Löchern spricht zu deutlich dafür, dass die Radula nicht das Bohrorgan ist, denn so nadelspitz auslaufende Pfeiler, wie in Fig. 10, würden unfehlbar, wenn sie mit den Zähnen bearbeitet würden, abbrechen. Später bin ich noch auf eine Muschel aufmerksam geworden, welche gerade über dem Ligamente angebohrt war. Wenn das Loch auch nicht zur Vollendung gebracht war, so war sein Boden doch auf der einen Seite vom Ligament bereits durchbrochen und auf der anderen beinahe. Dennoch erhob sich mitten vom Boden das nur am hintersten Ende etwas zerfetzte, sonst aber intacte Ligament. Ein solches Verhältnis wäre beim Bohren mit der Radula unverständlich. Schon Bouchard-Chanteraux führt die scharfe Berandung und außerordentliche Dünne der Begrenzungswände der Löcher, welche gewisse Arten von *Helix* in Kalkfelsen bohren, als Beweis dafür an, dass diese Thiere eben nicht mit der Radula, sondern mit Hilfe eines sauren Sekretes bohren, und ich kann mich seinen Ausführungen nur anschließen.

Es ist allgemein bekannt, dass viele Meeresschnecken einen sehr sauren Speichel besitzen, und dieser ist denn auch wiederholt als Agens beim Anbohren der Muscheln durch Schnecken in Anspruch genommen worden. Es fragt sich nun, ob auch bei *Natica* eine säureproducirende Drüse vorkomme. Malard[1] nimmt an, dass

[1] Malard, . . ., Le système glandulaire oesophagien des Taenioglosses carnassiers. in: Bull. Soc. Philomath. Paris (7) Tome 11. 1887 pag. 108—111.

Digitized by Google

die Ösophagealdrüse eine solche sei und auch beim Bohren benutzt werde, allein in seiner kurzen Notiz vermissen wir für Beides den Beweis. Dagegen beschrieb TROSCHEL[1] seiner Zeit bei *Natica* vorn und unten am Rüssel eine »Saugplatte« und glaubt, dass dieselbe in der That der Besitzerin dazu diene, während des Bohractes den Rüssel auf der Schale zu befestigen. Wenn auch die Abbildung, welche TROSCHEL davon giebt, richtig ist, so stellt sie doch das Thier mit halb eingezogenem Rüssel dar und giebt also keinen guten Begriff von ihr, so dass ich es für angezeigt halte, sie von Neuem abzubilden und zu beschreiben. Es ist dem Beobachter leider nicht oft gegönnt, derselben ansichtig zu werden, und ich gebe deshalb hier einige Winke, wie man sich ihren Anblick in natürlicher Lage verschaffen kann.

Da man *Natica* von den Fischern, welche sie auf den Markt bringen, meist massenhaft haben kann, so setzt man eine verhältnismäßig große Menge in ein niedriges flaches Gefäß, in dem sie ungefähr 1 cm mit Wasser bedeckt sind. Die Thiere schwellen sich bald und kriechen umher, von dem Gedanken beseelt, zu entwischen, woran man sie daher verhindern muss. Allmählich wird das Wasser der zur Athmung nöthigen Gase beraubt, und die Schnecken fangen an sich unbehaglich zu fühlen. Es findet sich dann meist die eine oder die andere darunter, welche besonders ärgerlich wird und nach den über sie hinwegkriechenden Kameraden beißt. Bei dieser Gelegenheit muss sie natürlich ihren Rüssel ausstülpen, wodurch die »Saugplatte«, die ich, den späteren Auseinandersetzungen vorgreifend, schon jetzt als »Bohrdrüse« bezeichnen will, sichtbar wird. Betupft man nun vorsichtig mit irgend einem kleinen Gegenstande die Radula, so beißen die Thiere zu, und man kann so, wenn man vorsichtig verfährt, den Rüssel lange genug ausgestreckt erhalten und die Bohrdrüse beobachten. Hält man eine Schlinge bereit, schiebt sie vorsichtig, so weit es geht, über den Rüssel und zieht zu, so kann derselbe von der Schnecke nicht wieder zurückgezogen und, ehe das Thier sich in die Schale einzieht, hinter der Schlinge abgeschnitten werden, wobei man das Thier an der letzteren aus dem Wasser hebt. Natürlich contrahirt sich nun das abgeschnittene Rüsselende heftig und mit ihr die Bohrdrüse, immerhin aber können sie ihre Lagebeziehungen nicht mehr ändern. Will man beide im ausgestreckten Zustande haben, so be-

[1] F. H. TROSCHEL, Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. Berlin. 1. Bd. 1856—63.

Digitized by Google

täubt man die Schnecken durch langsamen Alkoholzusatz, und es finden sich dann hier und da welche, die vor dem Absterben den Rüssel herausstülpen, welchen man dann, wie oben angegeben, abschnürt und behutsam conservirt. In diesem Zustande ist das Rüsselstück meist nicht mehr im Stande, den durch die Zuschnürung in ihm bewirkten Turgor zu überwinden und wird fixirt, ehe es sich contrahiren kann. Man erhält so in der Form bessere Präparate, die freilich in histologischer Beziehung bereits einige Änderungen erlitten haben.

In Fig. 1 sieht man das Thier mit ausgestrecktem Rüssel und in *bdr* die Bohrdrüse. Fig. 3 zeigt das Vorderende des Rüssels und die Bohrdrüse von unten (beide leicht contrahirt). In Fig. 12 gebe ich einen schematischen Durchschnitt durch den unteren Theil des Rüssels (nur durch das Epithel angedeutet) mit der Drüse. Auf histologische Details will ich hier nicht eingehen, weil die Drüse in dem Besitze einer dicken Cuticula und einer geradezu fabelhaften Gefäßversorgung so viel Eigenthümliches bietet, dass es mir wünschenswerth erscheint, dieselbe eingehender im Zusammenhang mit anderen Säuredrüsen in einer besonderen Arbeit zu behandeln. Hier sei nur bemerkt, dass sie eine tellerartige Form hat und im Leben von gelblicher Farbe ist. Von der Wand des Ösophagus ist sie durch einen aus Polsterzellen (*po*) gebildeten Ringwulst (*rw*) getrennt. Nach Troschel soll also dieses Gebilde eine »Saugplatte« sein, oder, wie es besser heißen müsste, ein »Saugnapf«. Wenn man die Saugnäpfe innerhalb der Molluskengruppe vergleicht, und ich verweise zu diesem Zwecke auf Niemiec[1], so sind es da besonders 2 Arten von Muskelsystemen, welche in die Augen fallen. Das eine besteht aus circulären Fasern und dient offenbar dazu, beim Ansetzen des Saugnapfes dessen Innenraum zu verkleinern. Das andere System besteht aus Fasern, welche ungefähr senkrecht auf die Innenwand gerichtet sind, durch ihre Contraction den Innenraum des Saugnapfes vergrößern und so denselben durch die Herstellung eines Vacuums befestigen. Ich glaube, man wird wohl kaum etwas dagegen einzuwenden haben, wenn ich diese beiden Systeme als für die Function eines Saugnapfes für absolut nothwendig erkläre. Von derartigen Muskelsystemen findet sich jedoch nichts bei der Bohrdrüse von *Natica*. Es heften sich hier an der der Innenseite des Saugnapfes ent-

[1] J. Niemiec, Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal. in: Recueil Z. Suisse Tome 2. pag. 1—147. Taf. 1—5. 1885.

Digitized by Google

sprechenden Fläche zwischen den Drüsenschläuchen (*dr*) überhaupt gar keine Muskeln an, und von circulären Muskeln habe ich eben so wenig etwas entdecken können. Das einzige hier zur Verwendung kommende System von Muskeln ist das in Fig. 12 mit *m* bezeichnete. Es wird dieses gebildet von Fasern, welche von den Seiten kommend sich ungefähr über dem Mittelpunkte der Bohrdrüse kreuzen und dann radienartig der Peripherie zustrahlen. Sie heften sich dort an, wo der Ringwulst an die eigentliche Drüse grenzt, oder ziehen auch zum Theil zum Epithel des Ringwulstes selbst. Wenn diese Muskeln sich kontrahiren, so können sie nur die Wirkung haben, dass der Querdurchmesser der Bohrdrüse hinter der Drüsenschicht verkleinert, die letztere daher selbst nach außen hervorgewölbt, d. h. an einen etwa darunter gelegenen Gegenstand angedrückt wird. Dass durch diesen Druck auch die Entleerung des Secretes nach außen beschleunigt wird, ist sehr wohl möglich. Von einer Wirkung vorliegender Drüse als Saugnapf kann daher gar keine Rede sein[1]. Zudem besitzt dieses Organ eine so enorm entwickelte Drüsenschicht, dass an seiner Natur als Drüse gar kein Zweifel obwalten kann.

Es fragt sich nun, ob diese Drüse zum Bohren benutzt wird. *Natica* bohrt unter dem Sande verborgen seine Opfer an, es ist daher nicht möglich, den Vorgang direkt zu beobachten, und es ist mir nicht geglückt, sie durch Hunger dazu zu bewegen, auch außerhalb des Sandes eine Muschel zu verzehren. Wir müssen daher auf andere Weise versuchen, die Beziehungen zwischen Loch und Bohrdrüse nachzuweisen.

Oben sagte ich, dass das Loch meist ganz oder beinahe kreisrund oder auch oval ist. Genau dasselbe gilt für die Bohrdrüse. Die Größe beider stimmt gleichfalls überein. Exacte Maße habe ich freilich nicht nehmen können, da man ja nicht immer zu jedem Loche die betreffende Bohrdrüse messen kann; aber ich glaube, dass ich die Übereinstimmung auch schon so nach meinen Beobachtungen behaupten kann. Wenn das Loch immer zuerst an der nach der Vorderseite der Muschel gelegenen Seite durchbricht, so stimmt das

[1] Die beiden Ansichten von TROSCHEL, dass dieses Organ als Saugplatte diene, und dass das Loch mit der Radula gebohrt werde, schließen sich, wegen der so nachbarlichen Lage beider Organe, gegenseitig vollständig aus. Diente die Bohrdrüse als Saugnapf, dann könnte die Radula keine großen Bewegungen mehr machen. Umgekehrt aber könnte sich die Drüse bei der Bewegung der Radula nicht anheften.

Digitized by Google

damit überein, dass die Drüse in ihrem hinteren Theile vielfach kräftiger entwickelt scheint. (Der hintere Theil der Drüse entspricht dem vorderen des Loches; vgl. Fig. 2.) Endlich aber, und das ist die Hauptsache, zeigt die Drüse, dem Centralhügel des unfertigen Loches entsprechend, sehr oft im Centrum eine Einsenkung. Man kann dieselbe in Fig. 3 sehen, wo sie freilich durch Schrumpfung etwas übertrieben und in Falten ausgezogen ist.

Wenn die Bohrdrüse ihre Function als solche erfüllen soll, so muss sie ein saures Secret haben. Betupft man nun bei einer Schnecke in dem Momente, wo sie ihren Rüssel herausstreckt, die Bohrdrüse mit Lackmuspapier, so wird man wohl, wie ich, meist keine oder alkalische Reaktion erhalten. Aber dies ist natürlich, da das Papier zunächst nur mit dem Schleime des Thieres in Berührung kommt, welcher ziemlich stark alkalisch ist. Einer intimeren Berührung beugt aber die Schnecke sicher mit Einziehen des Rüssels vor. Ich legte daher eine ganze Menge Schnecken in ein Gefäß und stellte es zeitweilig in die Sonne, bis die Thiere anfingen abzusterben, musterte sie dann und fand eine riesige *Natica millepunctata* mit ausgestülptem Rüssel darunter. Das erste blaue Lackmuspapier, welches ich auflegte, und welches also wohl nur mit dem Schleime in Berührung kam, zeigte keine Reaction, dagegen färbten sich 3 weitere nach einander aufgelegte genau nur an den Stellen, wo sie der Drüse auflagen, roth, so dass also auch von dieser Seite aus die Bohrdrüse den an sie gestellten Anforderungen genügt. Welcher Natur nun die von der Drüse producirte Säure sein mag, das habe ich nicht untersuchen können. Allein, worauf Herr Dr. Hekter mich freundlichst aufmerksam machte, es dürfte wohl das feine Pulver, welches sich auf dem Boden der unfertigen Löcher findet, darauf hindeuten, dass wir es hier mit Schwefelsäure zu thun haben. Diese würde den kohlensauren Kalk der Schale lösen und als schwefelsauren gleich wieder als Pulver ausfällen. Ausscheidung gerade dieser Säure kommt ja, wie bekannt, auch bei anderen Prosobranchiern vor.

In einer früheren Abhandlung[1] suchte ich die Aufgaben, welche den einzelnen Theilen des Fußes zukommen, klar zu legen. Vom Hinterfuße sagte ich, dass derselbe als Reservoir bei der Translocirung des Wassers diene und wohl auch zum Festhalten der

[1] P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme etc. 2. Theil. in: **Mitth. Z. Stat. Neapel** 7. Bd. pag. 468. 1887.

Digitized by Google

Muscheln während des Anbohrens Verwendung finde. In der That kann man gelegentlich beobachten, wenn man den Sand der Bassins, welche Muscheln und *Natica* enthalten, durchwühlt und die *Natica* heraushebt, dass bei manchen Exemplaren gleichsam mit Schleim bedeckte Muscheln aus dem Fuß herausfallen, wie auch bereits LEIDY (s. o.) angiebt. Ferner giebt MORSE[1] an, dass *Natica* ihren Fuß zum Ergreifen und Festhalten der Beute benutze. MEYER und MÖBIUS[2] berichten Ähnliches von *Buccinum* und *Nassa*. Durch einen glücklichen Zufall ist es mir gelungen, den Gebrauch des Fußes zu diesem Zwecke bei einer *Natica millepunctata* direct zu beobachten; allerdings war hier das Opfer nicht eine Muschel, sondern eine *Natica josephina*. Fig. 2 giebt die Stellung der *Natica millepunctata* bei diesem Acte wieder, nur habe ich für die Zeichnung eine *N. josephina* gewählt und an Stelle der als Opfer dienenden *N. josephina* eine *Venus* gesetzt, über deren Lage dabei ich später Einiges sagen werde.

Der Räuber hatte sein Opfer mit dem Hinterfuß fest umfasst, und zwar wurde besonders dessen hinterer Rand (*hr*) mit großer Kraft angepresst, ein Verhalten, das in der Figur nicht deutlich genug wiedergegeben ist. Die Umklammerung war derartig fest, dass ich die *Natica millepunctata* an der Schale fassen, mit ihrem Opfer aus dem Wasser herausheben, von allen Seiten betrachten und nach einander in 3 verschiedene Gefäße transportiren konnte, ohne dass sie sich abhalten ließ, ihr Opfer mit der Radula zu bearbeiten[3]. Merkwürdig dabei war, dass die *Natica josephina* sich nicht einfach in ihre Schale zurückzog. Wenngleich, wie es schien, sie einige Male daran von ihrer Feindin verhindert wurde, so war dies doch oft sicher nicht der Fall. Dass hier die *Natica* ihr Heil

[1] E. S. MORSE, A classification of Mollusca, based on the principles of cephalisation. in: Proc. Essex Inst. Salem, Mass. Vol. 4. pag. 174. 1865.

[2] H. A. MEYER & K. MÖBIUS, Fauna der Kieler Bucht. Leipzig 2. Bd. 1872. pag. 51 und 52.

[3] Da dieses Individuum im Gegensatz zu den meisten anderen seiner Species so wenig empfindlich war, benutzte ich es dazu, um nach meiner früher angegebenen Methode die Menge des aufgenommenen Wassers zu bestimmen. Es hatte das in so fern Interesse, als *Natica millepunctata* ihren Fuß, und speciell den Vorderfuß, bei Weitem weniger schwellt als *josephina*. Es ergab sich denn auch, dass dieses Exemplar, welches im zusammengezogenen Zustande noch nicht ganz 5 ccm Wasser verdrängte, beim Zusammenziehen nur 5 ccm Wasser abgab, wovon nun aber noch 1 ccm oder etwas mehr auf das anhaftende Wasser zu rechnen war.

Digitized by Google

lediglich in der Flucht suchte, beweist einmal wieder, dass die Thiere von ihrer Fähigkeit sich einzuziehen, gar nicht so oft Gebrauch machen, wie es manche Forscher anzunehmen geneigt waren, um ihre Ansicht, wonach das aufgenommene Wasser zur Athmung diene, zu stützen. Überhaupt habe ich gefunden, dass das Einziehen fast nur stattfindet, wenn man die Thiere aus ihrem Element, sei es der Sand oder das Wasser, herausnimmt.

Die Stellung, welche der Vorderfuß in Fig. 2 einnimmt, hatte ich früher schon einige Male beobachtet; sie war stets mit einem Ausstrecken des Rüssels verbunden. Es ist klar, dass die Schnecke, wenn der Vorderfuß seine gewöhnliche Stellung und Form beibehält (Fig. 1), gar nicht zu ihrem Opfer gelangen kann. Er wird daher von vorn her in der Mitte eingezogen und bildet dann vermittels zweier Wülste (*w*) um den Rüssel eine Scheide, während seine seitlichen Theile mit zum Festhalten der Beute benutzt werden. Ich mache darauf aufmerksam, wie diese Stellung ungefähr mit derjenigen harmonirt, welche Bouchon-Chanteraux (s. o.) bei anderen Schnecken beschreibt.

Die Bohrlöcher befinden sich meist, wie schon Leidy (s. o.) bemerkt, in der Nähe der Umbonen. Indessen glaube ich nicht, dass die Schnecke sich gerade diese Stelle aussucht mit der Absicht, recht bald zu den Adductoren zu gelangen. Es würde der Schnecke, welche die Muschel von hinten ausfrisst, gar nichts nutzen, wenn die letztere ihre Schalen öffnete; im Gegentheil würde durch die Öffnung nur Sand eindringen, an dem der Schnecke sicher nichts gelegen ist. Außerdem wird aber gerade das Öffnen der Schale durch das Festhalten mit dem Hinterfuße verhindert. Man muss sich natürlich die Frage vorlegen, warum die Schnecke sich immer gerade diese außerordentlich dicken Stellen der Schale aussucht, aber ich glaube, dass man darauf eine sehr einfache Antwort geben kann, ohne der *Natica* irgend welche Überlegung zuzuschreiben.

Von 79 Muscheln, die ich daraufhin untersuchte, waren nur 2 gerade auf der Mitte der Umbonen, 14 davor, aber 61 dahinter angebohrt. Bei 22 von den letzteren, 4 von den vorn angebohrten lag das Loch auf der Schalennaht, mehr oder minder von der Mittellinie entfernt (Fig. 10 und 11). Bei 2 Muscheln befand sich das Loch am Schalenrand, einmal nach vorn, einmal nach hinten von der verticalen Mittellinie. Wenn man in Betracht zieht, dass man in den Wasserbassins nicht die natürlichen Bedingungen bieten kann, und dass die Muscheln, besonders wenn man viel *Natica* hineinthut,

Digitized by Google

unruhig werden und oft unnatürliche Stellungen annehmen, so kann man wohl ganz sicher aus den obigen Befunden folgern, dass die Muscheln meist hinter den Umbonen angebohrt werden. Im Übrigen waren auch in einem Bassin mit tiefer Sandschicht alle 13 Muscheln, welche dort ausgefressen waren, von hinten angebohrt.

Eine andere Zusammenstellung ergiebt, dass von obigen Muscheln 28 das Bohrloch, oder doch dessen größten Theil auf der rechten, 49 auf der linken Schale trugen, so dass also die Stellung der Muschel der Schnecke gegenüber ungefähr so ist, wie ich es in Fig. 2 angegeben habe. Die Muscheln werden also von vorn angegriffen. Man könnte vielleicht auch hier versucht sein, anzunehmen, dass *Natica* die Muscheln desshalb von vorn angreift, weil so dieselben am Entweichen gehindert werden, aber ich glaube, dass die Verhältnisse doch viel einfacher liegen. Die Muschel steckt, wie bekannt, schief im Sande, indem das Hinterende mit den Siphonen der Oberfläche des Sandes zugekehrt ist. Da die *Natica* noch tiefer im Sande kriechen, so werden sie die Muscheln zunächst an ihrem Vorderrande spüren und auch von dort her anfallen. Wenn sie nun eine Muschel umklammert haben und ihren Rüssel herausstrecken, so trifft das Vorderende mit der Bohrdrüse, je nach dem Verhältnis der Größe von Schnecke und Muschel, verschieden weit auf den hinteren Theil der Muschel, und damit hängt es wohl auch zusammen, dass gerade die größeren Muscheln den Umbonen am nächsten angebohrt sind. Durch diese Stellung kommt es auch, dass das hintere Ende der Drüse dem der vorderen Hälfte der Muschel zugekehrten Theile des Loches entspricht, und dass der erste Durchbruch im Boden desselben gerade vorn erfolgt und an den Stellen *r* (Fig. 4 und 7) mit den Zähnen bearbeitet ist. Sowie nämlich die Schnecke bemerkt, dass ein genügender Durchbruch erfolgt ist, so setzt sie ihre Radula in Thätigkeit und sucht das Loch durch Wegbrechen des dünnen Randes vermittels der Zähne (wohl besonders Seitenzähne) zu vergrößern. Der Körper der Schnecke hat, vermöge der Schalenwindung nach rechts, seinerseits auch bis zu einem gewissen Grade eine Richtung nach dieser Seite, dem Fuße gegenüber, und so mag es wohl kommen, dass der Rüssel beim Ausstrecken ebenfalls etwas nach rechts gerichtet ist und demgemäß in den meisten Fällen die linke Schale der Muschel trifft (Fig. 2), die ja gerade umgekehrt orientirt ist.

Bei dem Auffinden der Muscheln leisten die Fühler der *Natica* wohl kaum irgend welche Dienste. Ich habe nie beobachtet, dass

Digitized by Google

dieselben zum Tasten benutzt werden. Nur wenn das Glas, in denen *Natica* saßen, erschüttert wurde, dann wurden sie nach vorn gerichtet. Was die Thiere mit ihren Fühlern unter dem Sande machen, kann man natürlich nicht beobachten; eine große Bewegungsfähigkeit dürften sie wohl dort kaum besitzen. Man pflegt oft Variation, Verminderung resp. Verdoppelung eines Organs als Zeichen anzusehen, dass es auf dem Wege ist, rudimentär zu werden. Da möchte ich denn bemerken, dass bei *Natica josephina* ziemlich häufig nur 1 Fühler vorhanden ist, und dass ich einmal einen mit 2 Spitzen gesehen habe.

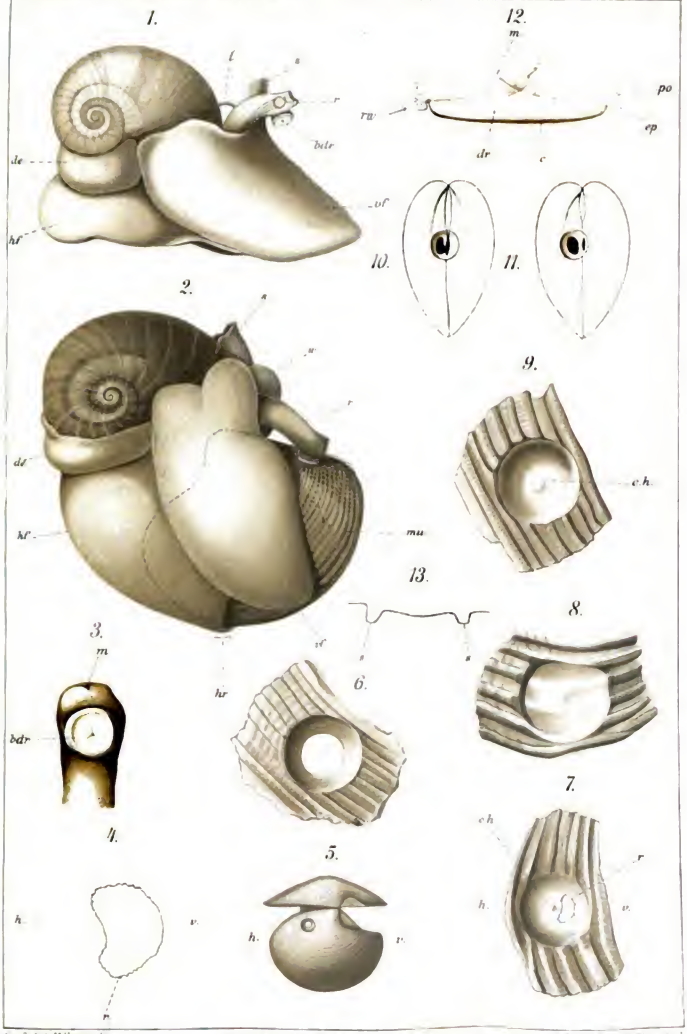
Das Organ, dessen *Natica* sich zum Tasten bedient, ist wie bei vielen anderen Schnecken der vordere Rand des Vorderfußes. Schon eine flüchtige Beobachtung lehrt dieses. Seine Innervation ist daher auch außerordentlich reichlich, wie ich das bereits in meiner Arbeit über die Wasseraufnahme[1] angegeben habe. Es gelang mir auch einmal, direkt zu beobachten, wie eine *Natica*, die so dicht an der Glaswand eines Bassins unter dem Sande saß, dass ich sie sehen konnte, vorsichtig den Fuß aus dem Sande herausstreckte und nach einer dort liegenden Muschel tastete, dann ein wenig näher herankroch und abermals den Fuß emporstreckte und die Muschel betastete. Leider wurde der weitere Fortgang durch eine andere *Natica* gestört.

Ich möchte diese kleine Arbeit mit einem biologischen Fragezeichen beschließen, welches wohl eigentlich nicht hierher gehört, aber doch hier einen Platz finden mag, weil es *Natica* betrifft. Ich

---

[1] 2. Theil. pag. 453—459. Brock behandelt (Zeit. Wiss. Z. 48. Bd. 1889. Zur Neurologie der Prosobranchier pag. 67—83 Taf. 6—7) die Innervation des Vorderfußes einiger Schnecken und schildert auch die maschenförmigen Complexe bei *Natica*. Er citirt dabei auch meine Figur, jedoch nicht den Text, in welchem bezüglich dieser Schnecke bereits ungefähr dasselbe angegeben ist, was Brock später gefunden hat. Brock sagt, es sei die physiologische Bedeutung dieser Nervenendausbreitung vollkommen räthselhaft und unerklärlich, dass gerade der Fuß so ungeheuer reich an Nerven, das Tastorgan par excellence dagegen, der Fühler, so spärlich damit versehen sei. Er glaubt es der Zukunft vorbehalten zu müssen, den Schleier hierüber zu lüften. Ich muss gestehen, dass ich nicht begreife, wie man so etwas sagen kann. Es genügt, wie oben bemerkt, auch die allerflüchtigste Beobachtung, um zu erkennen, dass bei *Natica* etc. eben nicht die Fühler, sondern der Vorderrand des Vorderfußes das Tastorgan par excellence ist. Dass hier ein solcher Funktionswechsel stattgefunden hat, mag wohl, unter Anderem, auch damit zusammenhängen, dass die Fühler unter dem Sande kaum ihrer Aufgabe als Tastorgane gerecht werden könnten.

Digitized by Google



Digitized by Google

habe öfters Gelegenheit gehabt zu beobachten, wie Individuen dieser Art, mehr oder minder tief im Sande, viele Tage lang an einer Stelle saßen, ohne auch nur irgend wie wesentlich ihre Lage zu ändern. Wie bringt es in diesem Falle das Thier fertig, dafür zu sorgen, dass die genügende Menge Wasser behufs Athmung seine Kiemenhöhle durchspült, und wie verhindert es, dass nicht der Sand durch den Sipho des Fußes (Fig. 1 und 2 *s*) in die Kiemenhöhle dringt?

Neapel, April 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 11.

Fig. 1. *Natica josephina* mit ausgestrecktem Rüssel. *bdr* Bohrdrüse; *de* der den Deckel verbergende hintere Schalenlappen des Hinterfußes; *hf* Hinterfuß; *vf* Vorderfuß; *r* Rüssel; *s* vom Fuß gebildeter Sipho; *t* Tentakel.

Fig. 2. *N. j.* eine Muschel anbohrend (Combinationsfigur). Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 1. Dazu: *hr* Hinterrand des Vorderfußes; *mu* Muschel; *w* Wülste des Vorderfußes, welche gebildet werden, um den Rüssel passiren zu lassen.

Fig. 3. Vorderes Ende des Rüssels von *N. j.* von unten. *m* Mundöffnung; *bdr* Bohrdrüse.

Fig. 4. Bohrloch in $^3/_4$ Vollendung. *h* ist dem hinteren, *v* dem vorderen Theile der Muschel zugekehrt; *r* Stellen, wo die Radulazähne besonders wirken.

Fig. 5. Ganze Muschelschale mit Bohrloch. *h* und *v* wie in Fig. 4.

Fig. 6. Vollendetes Bohrloch in einer Muschelschale stärker vergrößert.

Fig. 7. Bohrloch, bereits ein wenig durchgebrochen. *c. h.* Centralhügel; *h* und *v* wie in Fig. 4.

Fig. 8—9. Bohrloch, noch ohne Durchbruch. *c. h.* wie in Fig. 7.

Fig. 10—11. Zwei auf der hinteren Schalennaht angebohrte Muscheln.

Fig. 12. Schematischer Schnitt durch die Bohrdrüse. *c* Cuticula; *dr* Drüsenschläuche; *ep* Epithel; *m* Muskeln der Bohrdrüse; *po* Polsterzellen; *rw* Ringwulst.

Fig. 13 zeigt, wie der Durchschnitt eines Bohrloches aussehen müsste, wenn die Radula das Bohrorgan wäre und durch Rotation bohrte; *s* bezeichnet das Wirkungsfeld der Seitenzähne.

Digitized by Google

Über das Färben mit Hämatoxylin.

Von

Paul Mayer
in Neapel.

Trotz der vielen Vorschriften, welche zur Anfertigung guter Hämatoxylinlösungen existiren und meist allerdings den Charakter von Magistralformeln an sich tragen, scheint über die chemischen Vorgänge beim Färben mit Hämatoxylin bisher nichts Genaueres bekannt geworden zu sein. Die mir zugänglichen Lehrbücher der mikroskopischen Technik enthalten wenigstens keine Angaben darüber, obwohl sie dem Hämatoxylin Raum genug widmen; so Fol, Garbini, Lee, Rawitz, Böhm & Oppel, Whitman. Und der Einzige, welcher die Chemie hierbei etwas berücksichtigt hat, nämlich Gierke[1], bringt, wie auch beim Carmin, fast nur Irrthümer vor. Dagegen findet man häufig die Bemerkung, die frisch bereiteten Lösungen seien zum Färben nicht tauglich, sie müssten erst »reifen«, und man könne dies beschleunigen, indem man Licht und Luft hinzutreten lasse. Was das Licht dabei thun soll, ist mir nicht klar geworden, mit der Luft hat es aber seine Richtigkeit, denn es handelt sich bei der

[1] Hans Gierke, Färberei zu mikroskopischen Zwecken. in: Zeit. Wiss. Mikr. 1. Bd. 1884 und 2. Bd. 1885. Er sagt auf pag. 14 und 15 des 2. Bandes vom Hämatoxylin: »Die Einwirkung des Lichtes färbt die Lösungen roth, starke alkoholische Lösungen werden dunkelbraun. . . . . Die Alkalien, Ammoniak und Alaun machen aus der gelblichen oder rothen Farbe ein schönes intensives Blau oder Violettblau.« Ferner: »aus ihm lässt sich noch ein gefärbter Körper Hämateïn, und zwar in seiner Ammoniakverbindung abscheiden. Da er aber für uns kein weiteres Interesse hat, auch noch ziemlich unbekannt ist, so gehe ich nicht weiter auf ihn ein.« Über die Ansichten von Sanfelice s. unten pag. 178 Anm. 1.

Digitized by Google

»Reifung« lediglich um eine Oxydation[1]. Will man sich also ein »reifes« Hämatoxylin in kurzer Zeit herstellen, so braucht man es nur in geeigneter Weise zu oxydiren. Dies habe ich anfänglich durch Kochen einer frischen Lösung des Hämatoxylins in Alkohol mit Krystallen von übermangansaurem Kali bewirkt, bin aber dann zum bequemeren und einfacheren Wasserstoffhyperoxyd übergegangen und habe erst zu guter Letzt entdeckt, dass das Oxydationsproduct unter dem Namen Hämateïn nicht nur den Chemikern längst wohl bekannt, sondern auch in den Preislisten der chemischen Handlungen aufgeführt ist. Ich kann also nur dazu rathen, das Hämatoxylin überhaupt aus der Reihe der Farbstoffe zu streichen und an seiner Stelle das Hämateïn als den wirklich färbenden Stoff in die mikroskopische Technik einzuführen.

Dem ganz neuen Werke von Nietzki[2] entnehme ich folgende Angaben von Interesse für unser Thema. »Obwohl das Hämatoxylin an und für sich kaum den Farbstoffen zuzuzählen ist, bildet es doch den einzig für die Färberei wichtigen Bestandtheil dieses Holzes [des Blauholzes], weil es durch Oxydation leicht in das stark gefärbte Hämateïn übergeht.« Jenes krystallisirt mit $3H_2O$ in Säulen oder mit $1H_2O$ in rhombischen Krystallen. »In Alkalien löst es sich mit Purpurfarbe. Die Lösung färbt sich unter Bildung von Hämateïn schnell blauviolett, später braun.« Das Hämateïn »entsteht bei vorsichtiger Behandlung des Hämatoxylins mit Salpetersäure, sowie durch Einwirkung des Luftsauerstoffs auf die alkalische Lösung desselben«. Es bildet »dunkelgrüne metallglänzende im durchfallenden Lichte rothe Massen, welche sich zu einem violetten Pulver zerreiben lassen, oder kleine rothe Krystalle. In heißem Wasser löst

---

[1] Wenn (nach einem Referate von Edinger in: Zeit. Wiss. Mikr. 2. Bd. 1885. pag. 400) C. Weigert hervorhebt, das »Reifen« beruhe auf der Überführung des Hämatoxylins in eine dunklere Substanz durch das Ammoniak der Luft, und man könne durch Zusatz eines Alkalis momentan die Tinctionsfähigkeit herstellen, welche sonst nur dem »abgelagerten« H. zukomme, so ist dies nur bedingungsweise richtig. Vgl. darüber, was ich aus Nietzki abdrucke. — Ähnliches scheint Flemming zu glauben, wie ich aus folgender Notiz schließe, auf die ich nachträglich durch Zufall gestoßen bin: ». . . . bekanntlich sind die Hämatoxylinlösungen äußerst veränderlich, je nach der Menge Hämateïn, das sie durch Ammoniakaufnahme aus der Luft bilden, und vielleicht noch aus anderen, nicht näher bekannten Ursachen.« (Über das E. Hermann'sche Kernfärbungsverfahren. in: Arch. Mikr. Anat. 19. Bd. 1881. pag. 328).

[2] R. Nietzki, Chemie der organischen Farbstoffe. Berlin, Springer 1889. 256 pgg. Citate auf pag. 215—217.

Digitized by Google

es sich schwierig mit gelbbrauner Farbe, eben so in Alkohol und Äther. Von Alkalien wird es mit blauvioletter Farbe aufgenommen«.

Im Handel habe ich bisher reines Hämateïn nur bei J. R. Geigy & Co. in Basel gefunden; es ist ein braunrothes Pulver. Was De Haën in List vor Hannover als Hämateinum purum anzeigt, entspricht in der Farbe der Angabe von Nietzki, enthält aber einen in Alkohol unlöslichen schwarzen Körper, ist also nicht ganz rein. Die Verbindung Hämateïn-Ammoniak, im Handel auch als Hämateïnum crystallisatum bekannt, löst sich vergleichsweise leicht in Alkohol oder Wasser, und zwar mit tieferer Farbe als das Hämateïn. Der chemischen Formel zufolge sollte es ungefähr 9 % Ammoniak enthalten. Ganz rein scheint es bisher nicht käuflich zu sein, wohl aber habe ich es ohne besondere Mühe selber rein hergestellt[1]. Als Kriterium der Reinheit gilt mir hierbei sowohl für das H. als auch für sein Ammoniaksalz die völlige Löslichkeit in Alkohol und destillirtem Wasser sowie das Klarbleiben der Lösung bei Zusatz von Essigsäure; natürlich darf auch beim Verbrennen keine anorganische Asche übrig bleiben[2].

Aus Hämateïn oder H.-Ammoniak bereite ich nun eine dem bekannten Böhmer'schen Hämatoxylin entsprechende Lösung, die ich Hämateïn-Alaunlösung, kürzer **Hämalaun** nennen will, in der Art, dass ich

> 1 Gramm des Farbstoffes in 50 ccm Alkohol von 90 % durch Erwärmen löse und zu einer Lösung von 50 Gramm Alaun in 1 Liter dest. Wassers gieße.

Nach dem Erkalten und Absetzenlassen kann man filtriren, aber

[1] Man löse 1 g Hämatoxylin unter Erwärmen in 20 ccm destillirten Wassers, filtrire eventuell, setze 1 ccm kaustisches Ammoniak (spec. Gew. 0,875) hinzu und bringe die purpurne Flüssigkeit in eine Schale, die so geräumig sein muss, dass der Boden höchstens 1/2 cm hoch bedeckt wird. Man lasse an einem staubfreien Orte bei gewöhnlicher Temperatur abdunsten. Die Ausbeute an trockenem Hämateïn-Ammoniak beträgt etwa eben so viel wie das angewandte Hämatoxylin. Beschleunigt man den Process durch Anwendung künstlicher Wärme, so bilden sich nebenbei leicht Stoffe, die in Alkohol unlöslich sind. Man benutze übrigens, so lange das Präparat noch nicht trocken geworden, zum Umrühren und Loskratzen nur Spatel aus Glas, Porzellan oder Platin.

[2] Alles dies würde auch für Hämatoxylin zutreffen, und ich weiß in der That nicht, wie man das Vorhandensein desselben oder von Zwischenstufen zwischen ihm und dem Hämateïn in letzterem bequem auf anderem Wege feststellen kann als durch die Probe auf die Färbekraft. Dass aber wirklich Differenzen in dieser vorkommen, zeigt die folgende Anmerkung, und vielleicht sind sie wie angedeutet zu erklären.

Digitized by Google

bei Verwendung von reinem Material[1] ist dies überflüssig, wenn man nur immer vorsichtig abgießt oder noch besser das gewünschte Quantum mit einer Pipette aus der Mitte der Flasche schöpft. Das Hämalaun färbt gleich von Anfang an so gut wie später und überhaupt so gut wie die BÖHMER'sche Lösung es vermag. Schnitte durch den Darmcanal von Rochen (conservirt in Sublimat + Chromsäure) haben sich durch bloßes Übergießen mit Hämalaun und sofortiges Abspülen mit Wasser, also in unglaublich kurzer Zeit tief und, wie zu erwarten stand, auch ganz distinct gefärbt. Natürlich kann man das Hämalaun, welches, nach obiger Vorschrift gemacht, eine dunkle Flüssigkeit etwa vom Farbenton des GRENACHER'schen Boraxcarmins darstellt, auch verdünnen oder von vorn herein dünner bereiten, ohne Zweifel auch mit anderen Proportionen der beiden festen Stoffe anfertigen — es scheint darauf innerhalb gewisser Grenzen ebenso wenig Etwas anzukommen wie bei dem BÖHMER'schen Liquor, der ja auch nicht constant zusammengesetzt ist[2]. Was ich hervorheben möchte, ist aber dies: das Hämalaun ist sofort zur Verwendung bereit und braucht nicht erst Tage lang zu stehen. Wie lange es sich hält, darüber fehlen mir die Erfahrungen; wahrscheinlich werden in ihm, wie selbst in concentrirten Lösungen von Alaun, Pilze auftreten, aber dies kann man durch einen Thymolkrystall verhüten[3]. Übrigens wird auch

---

[1] Eigentlich sollte man vom H.-Ammoniak 10 % mehr nehmen als vom Hämateïn; aber der Unterschied in der Färbekraft ist zu gering, um für die Praxis von Bedeutung zu werden. Dagegen musste ich vom H. cryst. DE HAËN etwa die doppelte Menge (also 2‰) anwenden, um dieselben Resultate zu erzielen wie mit meinem H.-Ammoniak; auch das MERCK'sche Präparat färbt merklich schwächer als das meinige. Das H. purum DE HAËN giebt, trotzdem auf dem Filter ein beträchtlicher Rückstand bleibt, doch ein kräftiges Hämalaun; man muss es aber sehr fein zerreiben, da es sich sonst zu langsam löst. Einstweilen empfehle ich also in erster Linie das H. von GEIGY oder das H.-Ammoniak, welches man sich nach obiger Vorschrift selbst bereitet.

[2] Mit destillirtem Wasser habe ich es bis auf das 20fache verdünnt, so dass $^1/_{2000}$ Hämateïn darin vorhanden war! Und doch färbte diese Lösung, wenn auch langsam, prachtvoll; so z. B. waren in 1 Stunde die Tentakel einer *Tubularia* durchgefärbt, und zwar merkwürdigerweise das Entoderm sehr viel stärker (und das Ectoderm schwächer) als in dem concentrirten Hämalaun. Brunnenwasser (oder Leitungswasser mit viel Kalk) darf aber hierzu nicht benutzt werden, und im Allgemeinen ziehe ich Verdünnungen mit schwacher Alaunlösung vor.

[3] Der Zersetzung durch das Ammoniak der Luft und das Alkali des Glases unterliegt es freilich eben so viel wie jegliches wässerige Alaunhämatoxylin. Es bildet sich ein Bodensatz, aber die Flüssigkeit färbt genau so gut wie

Digitized by Google

durch Zusatz einiger Tropfen einer alkoholischen Lösung des Hämateïns zu einer Alaunlösung von beliebiger Stärke ein sofort verwendbares Hämalaun leicht erhalten.

Im Gebrauch verhält sich das Hämalaun wie die BÖHMER'sche Flüssigkeit. Schnitte mögen je nach Absicht mit destillirtem oder gewöhnlichem Wasser abgespült werden, bei Durchfärbung größerer Stücke empfiehlt sich hingegen sorgfältiges Auswaschen mit schwacher (etwa 1 %iger) Alaunlösung, falls man absolute Kernfärbung haben will. Das Hämalaun färbt vorzüglich durch, selbst recht ansehnliche Stücke, freilich kostet das mitunter 24 Stunden und eben so viele nimmt das Auswaschen in Anspruch.

Wie sich in den anderen mehr oder minder complicirten Gemischen, welche als DELAFIELD'sches, RENAUT'sches, EHRLICH'sches etc. Hämatoxylin bekannt sind, der Ersatz des Farbstoffes durch das Hämateïn gestalten wird, namentlich in welchem Verhältnisse er zu geschehen hat, habe ich nicht untersucht. Das DELAFIELD'sche, welches LEE so rühmt, verdankt seine Güte in erster Linie wohl seiner Concentration — $^2/_3$ gesättigte Lösung von Alaun; das BÖHMER'sche nur $^1/_{300}$ — ist aber erst nach wenigstens 2 Monaten reif.

So einfach die Herstellung des Hämalauns ist, so viel Schwierigkeiten hat mir die Untersuchung des einzigen wirklich alkoholischen Hämatoxylins, nämlich der KLEINENBERG'schen Lösung, und ihr Ersatz durch eine Mischung, in welcher Hämateïn vorkommt, bereitet. Das Hämalaun und eben so die BÖHMER'sche Lösung färben so distinct die Kerne wie es nur das Alauncarmin thut, und das mag auf den ersten Blick als das Verdienst des Alauns erscheinen. Leider ist dieser nicht in Alkohol[1] löslich oder doch nur in so schwachem, dass eine wirkliche alkoholische Tinctur nicht damit bereitet werden kann. Nun habe ich freilich schon vor langer Zeit bei Besprechung

zuvor. Will man dies übrigens umgehen, so füge man nach dem Vorgange von P. EHRLICH Eisessig (2 % oder von gewöhnlicher Essigsäure 4 %) hinzu. Die Flüssigkeit (saures Hämalaun) wird zwar bedeutend heller, färbt aber die Kerne womöglich noch präciser als es Hämalaun thut. Es empfiehlt sich dann das Auswaschen mit gewöhnlichem Wasser, um die Säure zu entfernen und einen blauvioletten Farbenton zu erhalten.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass sich Hämalaun mit Alauncarmin oder Lösungen von Säurefuchsin etc. mischen und zu Doppelfärbungen verwenden lässt; einstweilen scheint es mir aber, als erreiche man durch die allerdings weniger bequeme Behandlung der Objecte mit 2 getrennten Farblösungen nach einander bessere Tinctionen.

[1] In Methylalkohol zwar etwas mehr, aber auch nicht in genügendem Grade. Vgl. hierüber auch unten pag. 183 Anm. 1.

Digitized by Google

der KLEINENBERG'schen Lösung[1] darauf aufmerksam gemacht, dass in ihr das wirksame Thonerdesalz nicht der Alaun, sondern das Chloraluminium sei; aber erst durch genauere Analyse bin ich allen ihren Eigenthümlichkeiten auf die Spur gekommen und kann nun in der That eine einfachere Vorschrift geben.

Anfänglich hat KLEINENBERG in einer concentrirten Lösung von Chlorcalcium in 70%igem Alkohol Alaun bis zur Sättigung auflösen und ferner eine gesättigte Lösung von Alaun in 70%igem Alkohol herstellen lassen; beide Flüssigkeiten waren dann im Verhältnis von 1 : 8 zu mischen, und zum Schluss wurde das zuvor in Alkohol gelöste Hämatoxylin hinzugefügt. In dieser Form ist die Vorschrift nicht nur ganz unbestimmt, sondern auch theilweise kaum erfüllbar. Denn der 70%ige Alkohol löst bei gewöhnlicher Temperatur so gut wie gar keinen Alaun[2], also darf man diese »gesättigte Lösung« einfach durch gewöhnlichen Spiritus ersetzen, und dies hat KLEINENBERG später auch selbst gethan[3]. Wenn nun beim Auflösen von Chlorcalcium in Alkohol dieser seine Stärke beibehielte, so würde sich auch in ihm kein Alaun auflösen (resp. zu Chloraluminium umsetzen); da aber jenes etwa 50% Krystallwasser enthält, so wird er allmählich schwächer, löst in Folge davon mehr Chlorcalcium, und so kann man es bis zu einer dicklichen Flüssigkeit bringen, welche auf 100 ccm

---

[1] PAUL MAYER, Über die in der Zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden zur mikroskopischen Untersuchung. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1880. pag. 1 ff. Es heißt hier pag. 13: »Beim Zusammenbringen von Alaun und Chlorcalcium bildet sich übrigens ein Niederschlag von Gips; man würde also wahrscheinlich von vorn herein statt des Alauns bequemer Chloraluminium verwenden.« Damals habe ich die Sache nicht weiter verfolgt, weil mir das letztgenannte Salz nicht zur Hand war. Inzwischen hat aber DIPPEL, ohne indessen meiner zu gedenken, in seinem Handbuche der Mikroskopie (2. Aufl. 1. Bd. pag. 719—720) nicht nur die gleiche Ansicht ausgesprochen, sondern auch selber 2 Vorschriften gegeben: eine »gesättigte alkoholische Chloraluminiumlösung verdünne ich mit 6—8 Raumtheilen 70%igem Alkohol und setze tropfenweise eine alkoholische Hämatoxylinlösung zu, bis intensiv blauviolette Färbung eintritt. Auch mit einer Mischung aus alkoholischer Alaun- und Hämatoxylinlösung, welche ich beim Gebrauche mit 50—70%igem Alkohol oder auch Wasser verdünne, habe ich gute Resultate von Kernfärbung erzielt«. Wie es übrigens um diese beiden Lösungen bestellt ist, werden wir unten sehen.

[2] Selbst kochender Alkohol von 70 % löst noch lange nicht $^1/_2$ %, und es fällt beim Erkalten so gut wie Alles wieder aus (nur ein Theil der Schwefelsäure bleibt gelöst). Alkohol von 40 % dagegen löst heiß wenigstens 3 %, kalt noch nicht $^1/_3$ %. Wenn DIPPEL also von alkoholischer Alaunlösung redet, so kann der Spiritus nur schwach gewesen sein.

[3] Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*. Napoli 1878. pag. 6.

Digitized by Google

Alkohol sogar 70 g Chlorcalcium enthält. Giebt man nun Alaun hinzu, so entsteht ein Niederschlag von Gips, und von diesem bedeckt führen, auch wenn man oft umschüttelt, bei der Consistenz der Lösung die Alaunkrystalle ruhig ihr Dasein weiter, ohne sich viel um das Chlorcalcium zu kümmern. Man sieht also, was es mit der »gesättigten Lösung« von Alaun auch in diesem Falle auf sich hat: die Flüssigkeit enthält nur Spuren von Chloraluminium. Nimmt man dagegen dieselben Operationen in der Wärme vor, so löst sich nicht nur viel mehr von beiden Salzen[1] und setzt sich zugleich um, so dass man viel mehr Chloraluminium bekommt, sondern die Flüssigkeit wird auch stark sauer. Dies hängt so zusammen: heißer Alkohol löst zwar auch nicht viel Alaun, aber er zerlegt zugleich den ungelösten allmählich in freie Schwefelsäure und basisches Salz. Durch längeres Kochen kann man in Folge dessen den Alkohol immer saurer machen; natürlich tritt aber in unserem Falle an Stelle der Schwefelsäure, welche sofort auf das Chlorcalcium einwirkt, Salzsäure. In der That gelingt es mitunter wider Willen eine so saure Lösung zu erzielen, dass sie für die Färbung mit Hämatoxylin nicht gut zu verwenden ist.

Mit freundlicher Unterstützung des Herrn Dr. C. v. Wistinghausen, der in Messina bei Kleinenberg selber die Lösung öfter gemacht hatte, habe ich eine Berechnung der Mengen der hierbei in Betracht kommenden Substanzen vorgenommen und ermittelt, dass eine gute Kleinenberg'sche Lösung enthält

etwa 8 % Chlorcalcium, etwas 1 ½ ‰ (also sehr wenig) Chloraluminium, etwas Chlorkalium oder Chlorammonium (je nach der Art des verwendeten Alauns), eine geringe Menge freier Salzsäure, keine freie Schwefelsäure —

alles Dies in einem Alkohol, der etwa 60—65 % stark ist. Bei der Bereitung wurde indessen so verfahren, dass Chlorcalcium und Alaun mit Alkohol gekocht und eben so Alaun allein heiß in Alkohol gelöst wurde[2]. Der meiste Alaun blieb dabei ungelöst, schmolz aber in seinem Krystallwasser.

[1] Chlorcalcium zerfließt heiß in seinem Krystallwasser, mithin kann man schier unglaubliche Mengen davon »lösen«, in 100 ccm Alkohol bis zu 340 g.

[2] Vgl. hierzu auch die Ausführungen Wistinghausen's in seiner Arbeit über *Nereis* (oben pag. 49). — Eine andere, ebenfalls gute Lösung der Salze hatte vor der Verdünnung mit Alkohol und dem Zusatze des Hämatoxylins Herr Dr. E. Cohen die Freundlichkeit zu analysiren. Die Umrechnung ergab dann einen Gehalt der definitiven Lösung von $8{,}7$ ‰ Chloraluminium und 8 ½ % Chlorcalcium (die 1 ½ ‰ Chlorkalium vernachlässige ich), was also gut genug zur

Digitized by Google

Man wird mir nach dem Gesagten wohl Recht geben, wenn ich behaupte: die KLEINENBERG'sche Vorschrift ist nicht bestimmt genug[1] gefasst und kann daher nicht immer gleich gute Resultate liefern. Die Praxis hat dies reichlich bestätigt. Wenn es sich nun um die Ersetzung derselben durch eine einfachere handelt, so muss zuvor noch die Frage beantwortet werden: welche Bewandtnis hat es mit den großen Mengen Chlorcalcium in ihr? KLEINENBERG selber hat es nur desswegen zugesetzt, um zwischen dem Alkohol in den Geweben und der Lösung einen kräftigen Diffusionsstrom zu erzeugen (MAYER, l. c. pag. 14 Anm. 1). Nun lässt sich zwar mit Hämateïn und Chloraluminium allein auch eine leidliche Färbung erzielen, aber sie wird unvergleichlich besser, wenn Chlorcalcium dabei ist. Das ist jedoch keineswegs eine Eigenthümlichkeit dieses Salzes, sondern jedes andere Salz, falls es nur genügend in Alkohol löslich ist und nicht Umsetzungen mit der Lösung bewirkt, verhält sich eben so. Als Probeobject haben mir dabei Schnitte von Darm und Pankreas eines Selachiers gedient; es ergab sich, dass die einfache Farblösung (Hämateïn und Chloraluminium in den noch zu erörternden Mengen) stets die Kerne zwar etwas stärker als das Plasma, aber viel schwächer als den Schleim aus den Becherzellen färbte, während

---

Formel im Texte passt. Dabei habe ich allerdings vorausgesetzt, dass im Chlorcalcium 6 Moleküle Krystallwasser enthalten seien; da es aber an der Luft begierig Wasser anzieht, so gaben mir die Herren Dr. E. HERTER und E. COHEN den Rath, in die Vorschrift nicht das Chlorcalcium selbst, sondern eine wässerige Lösung desselben von bestimmtem specifischen Gewichte aufzunehmen. Indessen hat dies für uns Zoologen doch wieder andere Unbequemlichkeiten im Gefolge, und da es sich ja bei allen unseren Färbmethoden nicht um die Genauigkeit handelt, welche der Chemiker mit Recht für sich beansprucht, so möchte ich es bei dem festen Salze bewenden lassen, wie es die Handlungen als »reines krystallisirtes Chlorcalcium« führen.

Leider war bei der Anfertigung der so eben besprochenen KLEINENBERG-schen Lösung versäumt worden, die Menge des Hämatoxylins zu bestimmen. Ich habe dies nachträglich gethan, indem ich 10 ccm langsam abdunsten ließ und aus dem Rückstande die Salze mit Wasser + etwas Essigsäure wegschaffte. Es blieben 0,4 g schöner Nadeln von Hämatoxylin übrig, mithin sind wenigstens 4 % davon genommen worden. Nach der Intensität der Färbung zu schließen, ist aber nur ein verschwindender Theil bereits zu Hämateïn oxydirt, der Rest wird dies Schicksal wohl nie erleiden und einstweilen nur dazu beitragen, die Flüssigkeit etwas dicklicher zu machen.

[1] Dies gilt auch vom Hämatoxylin, das in beliebiger Menge zugesetzt werden soll. Häufig nimmt man davon zu viel, und dann bilden sich auf den Objecten metallglänzende Niederschläge, verhindern das Eindringen der Lösung in die Tiefe und müssen mit saurem Alkohol entfernt werden. Vgl. auch die vorige Anmerkung.

bei Gegenwart von 10—20% von Chlormagnesium, salpetersaurem Ammoniak, Chlorlithium oder Chlorcalcium ganz präcise Kernfärbung eintrat[1]. Ähnlich verhielten sich Kochsalz und Chlorammonium: nur kommt es hier leicht vor, dass bei Übertragung der Schnitte in stärkeren Alkohol sich Krystalle ausscheiden, was bei den erstgenannten Salzen, da sie alle zerfließlich sind, nicht der Fall ist[2]; auch war die Färbung nicht ganz so präcis, wahrscheinlich weil sich nicht viel von den beiden Salzen in 70%igem Alkohol löst.

[1] Man hat es also ganz in der Gewalt, ob man den Schleim färben will oder nicht. Ich betone dies gegenüber der neuesten Auslassung HOYER's, der in einer sehr ausführlichen, eigens dem »Mucin« gewidmeten Studie (Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Färbemethode. in: Arch. Mikr. Anat. 36. Bd. 1890. pag. 310—374) dies nicht erkannt hat und auch andere schwere Irrthümer zu Tage fördert. Er setzt nämlich das verschiedene Verhalten des Hämatoxylins gegen Mucin auf Rechnung der »Reifezustände« der Lösung, da überreife Lösungen den Schleim nicht mehr färben (pag. 365). Ferner behauptet er, die »so mannigfach variirten Carminlösungen« verhielten sich wie die sauren Theerfarben, d. h. sie tingirten den Schleim entweder gar nicht oder nur ganz schwach; und doch ist leider mit einer sonst sehr schönen Lösung von Carmin + Chloraluminium in Alkohol das Gegentheil der Fall! Und wenn er pag. 360 im »Mucin« ein Gemenge von 2 Substanzen erblicken möchte, von denen die eine, da sie mit basischen Theerfarben sich stark färbe, vielleicht die Rolle einer Säure spiele, so ist darauf hinzuweisen, dass gerade im GRENACHER'schen Boraxcarmin, also einer alkalisch reagirenden Flüssigkeit, der Schleim sich nicht färbt, im sauer reagirenden Hämateïn + Chloraluminium aber wohl. Die chemische Basis in der HOYER'schen Abhandlung scheint mir, trotzdem diese es nach beliebten Mustern nicht an Formeln fehlen lässt, genau so sicher zu sein, wie bei dem sogenannten neutralen carminsauren Ammoniak, das HOYER erfunden hat (Biol. Centralbl. 2. Bd. 1882. pag. 18).

Auch F. SANFELICE hat sich neuerdings mit Hämatoxylin beschäftigt (Dell' uso della ematossilina per riconoscere la reazione alcalina o acida dei tessuti. Napoli 1889. 3 pgg., abgedruckt in: Zeit. Wiss. Mikr. 6. Bd. 1890. pag. 299—301) und will es sogar zur Unterscheidung der alkalischen oder sauren Beschaffenheit der Gewebe benutzen. Da er es aber fertig bringt, die BÖHMER'sche Lösung, weil sie Alaun enthalte, alkalisch zu nennen (»il colorito azzurro . . . . è dovuto all' allume, che la rende alcalina«), so brauche ich wohl nicht näher darauf einzugehen und will nur noch bemerken, dass er auch die Schleimpfröpfe alkalisch sein lässt (. . . . »prendono una bella tinta azzurra, ciò che dimostra la loro reazione alcalina«). Die von ihm empfohlene Lösung (1 g Hämatoxylin, 0,3 g Alaun, 30 g absol. Alkohol, 90 g Wasser) ist übrigens im Wesentlichen eine BÖHMER'sche, nur mit etwas mehr Alkohol, und sie färbt auch dem entsprechend gut, wenn sie erst »reif« geworden.

[2] In der Meinung, diese Wirkung der Salze beruhe auf der Vergrößerung des specifischen Gewichtes, habe ich dem Alkohol Glycerin oder Zucker hinzugefügt, aber der Erfolg blieb aus. Jedoch gilt obiger Satz von den Salzen nur für alkoholische, nicht auch für wässerige Lösungen; denn nicht nur lässt sich Hämalaun ungestraft mit Wasser sogar auf $^1/_{20}$ verdünnen, sondern ich habe

Digitized by Google

Bemerkenswerth ist beim Zusatz des Farbstoffes (Hämateïn + Thonerdesalz in Alkohol) zur Salzlösung, dass er sofort von Rothviolett in Blauviolett übergeht und nach einiger Zeit in feinen Partikeln ausfällt. Dies geschieht auch, wenn der Alkohol Glycerin oder Zucker enthält, so dass es eine Regel zu sein scheint, dass bei Gegenwart anderer Substanzen der Farbstoff nicht gelöst bleibt, falls die Lösung nicht angesäuert ist[1]. Letzteres ist bei der KLEINENBERG'schen Flüssigkeit der Fall, aber man kann auch statt der Salzsäure in ihr Salpeter- oder Essigsäure nehmen. Immer handelt es sich dabei nur um geringe Zusätze.

Was endlich das Verhältnis der beiden Componenten des Farbstoffes angeht, so ergeben mir zahlreiche Versuche Folgendes. Viel Thonerdesalz (Chloraluminium oder salpetersaure Thonerde) und wenig Hämateïn liefert Flüssigkeiten von schön blauvioletter Farbe, die zwar gut eindringen und bei der nöthigen Concentration auch tief, jedoch stark diffus färben[2]. Man muss dann sauer ausziehen, um

auch beim directen Vergleiche von analogen wässerigen Farblösungen ohne und mit Chlorcalcium gefunden, dass in beiden Fällen der Schleim ungefärbt bleibt. Wird andererseits Hämalaun mit Alkohol verdünnt, so färbt sich der Schleim stets intensiv mit.

[1] Es findet also statt, was der Chemiker »Aussalzen« nennt. Ganz eigenthümlich verhalten sich die essigsauren Salze, in so fern schon geringe Mengen von ihnen selbst bei Gegenwart von freier Essigsäure den Farbstoff blau ausfällen. Das sonst beliebte Mittel, eine blaue Färbung hervorzubringen, besteht bekanntlich aus schwachem Ammoniak, aber man kann sich statt dessen des jedenfalls unschädlicheren essigsauren Natrons oder Kalis bedienen, und zwar am einfachsten einer $^1/_2$ bis 1%igen Lösung in absolutem Alkohol. Denn auch das Ammoniak wirkt nicht etwa durch Abstumpfung der Säure bläuend, sondern indem es die Thonerde ausfällt, welche das Hämateïn mit sich reißt. Hämateïn allein mit Ammoniak wird ja nicht blau, sondern purpurn. Das doppelt kohlensaure Natron, wie es WISTINGHAUSEN (oben pag. 49) empfiehlt, ist übrigens recht brauchbar.

[2] Dies halte ich auch DIPPEL gegenüber (vgl. oben pag. 175) aufrecht. Die Kerne sind freilich immer noch dunkler gefärbt als das Plasma, und in so fern kann DIPPEL von Kernfärbung reden. — Aus genanntem Grunde darf man denn auch nicht statt irgend eines der oben erwähnten Salze einfach Chloraluminium (etwa 10 %) anwenden; denn die Färbung ist zwar ganz präcis, aber ungemein schwach, da beim Auswaschen in neutralem Alkohol ungefähr alle Farbe an diesen wieder abgegeben wird. — Löst man in 100 ccm Alkohol (von 70 %) je 4 g Hämatoxylin und Chloraluminium, so ist die Flüssigkeit bekanntlich anfangs ganz hell; später wird sie intensiv blauviolett und färbt dann diffus; erst nach weiteren Wochen oder gar Monaten wird sie, offenbar in Folge der fortschreitenden Oxydation des Hämatoxylins, rothviolett und färbt dann unglaublich stark; setzt man nun Chlorcalcium und Säure in der richtigen Menge zu, so erhält man gute Färbungen.

Digitized by Google

gute Kernfärbung zu erhalten, und darum zuvor stark überfärben. Andererseits ist auch ein Überschuss an Hämateïn schädlich, weil sich, wie schon oben angegeben, ein metallglänzender Niederschlag auf der Oberfläche des Objectes bildet und das Eindringen in das Innere erschwert[1]. Auch hier ist Ausziehen mit saurem Alkohol erforderlich. Theoretisch ist also Nichts leichter, als durch Versuche zu ermitteln, wie eine wirklich brauchbare Lösung beschaffen sein muss. Leider aber ist das nicht so einfach, denn das Object selber redet dabei ein bedeutendes Wort mit. Ist z. B. die Oberfläche mit einer Gallerte bedeckt, welche den Farbstoff begierig aufnimmt, oder mit Salzen imprägnirt, die sich mit der Lösung umsetzen, so muss man letztere viel saurer wählen als gewöhnlich. Ja, ich habe bisher mit keiner einzigen Lösung, auch mit der Böhmer'schen nicht, die Tunikaten gut färben können: stets nahm der Mantel die Hauptmenge des Farbstoffes in Anspruch und hielt ihn auch beim Ausziehen mit Säure viel zu fest, als dass ich gute Übersichtsbilder bekommen hätte.

Immerhin lässt sich so viel sagen: eine gute Lösung darf nicht blauviolett sein; ist sie es, so lässt sie sich durch vorsichtigen Zusatz von Säure etwas verbessern. Richtiger ist es aber, von vorn herein weniger Thonerdesalz zu nehmen.

Bei der ungemeinen Empfindlichkeit des Hämateïns gegen Säuren, Alkalien und Salze — sie ist früher lange nicht genug erkannt und betont worden — werden einige Bemerkungen über die Reinheit der Ingredienzien wohl nicht überflüssig sein.

a) Über das Hämateïn s. oben pag. 172.

b) Das Chloraluminium darf nicht feucht sein. Es löst sich in Alkohol etwas trübe und reagirt auf Lackmus, ähnlich dem Alaun, stark sauer.

c) Der Alkohol und die Gefäße dürfen nicht alkalisch reagiren. Beides ist häufiger der Fall, als man glaubt, und manche

[1] Wenn also Sanfelice (Dell' uso dell' iodo nella colorazione dei tessuti con la ematossilina. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 3. 1889. pag. 37—38) sich darüber beklagt, man könne mit der Kleinenberg'schen Lösung keine Stücke in toto färben, so hat er zufällig mit einer solchen zu thun gehabt, die zu viel Hämateïn enthielt. Alsdann hat auch das Mittel, welches er zum Durchfärben vorschlägt, nämlich das vorherige Tränken der Gewebe mit Jod oder den Zusatz von Jod zur Lösung selber, seine Berechtigung. Nur befindet sich in der Sanfelice'schen Flüssigkeit selber das Hämatoxylin ebenfalls im Überschuss, so dass sich ohne Jod leicht Niederschläge auf den Objecten bilden.

Digitized by Google

Lösung verdirbt nach einiger Zeit, weil das Glas nicht gut ist. Namentlich gilt das von den Reagenzgläsern und den Flaschen mit Pipetten darin. Man erkennt dies leicht daran, dass eine schwache Lösung von Hämateïn in Alkohol (etwa 1 : 1000) ihre hellgelbe Farbe allmählich in purpurn umwandelt, wobei man natürlich, um während der Prüfung das kohlensaure Ammoniak der Luft abzuhalten, das Gefäß verschließen muss. Eine nicht angesäuerte violette Lösung von Hämateïn und Chloraluminium (je 1 Theil in 100 Theilen Alkohol) darf, etwa im Verhältnis von 1 : 100 dem zu prüfenden Alkohol zugesetzt, auch nach 24 Stunden noch nicht ausgefällt sein. Arbeitet man nur mit stark sauren Lösungen oder wäscht man die gefärbten Objecte so wie so mit Säure aus, so wird der oben besprochene Übelstand wohl keine Rolle spielen; man sollte es sich aber doch zur Regel machen, namentlich wenn man vor langer Zeit conservirte Objecte färben will, den Alkohol wie angegeben zu prüfen, und falls er die Verbindung Häm.-Thonerde ausfällt, ihn zu wechseln. Denn *auch bei saurer Reaktion* (z. B. wenn Sublimat darin ist) hält er mitunter diese Probe nicht aus, und die Folge davon ist natürlich bei Durchfärbungen größerer Stücke, dass im Inneren derselben unliebsame Niederschläge auftreten.

d) Das *Chlorcalcium* reagire neutral oder doch nur schwach alkalisch, sei auch nicht feucht (vgl. oben pag. 176 Anm. 2).

e) Ein geringer Gehalt der Thonerdesalze an *Eisen* scheint nicht schädlich zu wirken. Die Verbindung Hämateïn-Eisen hat zwar nicht die schön violette Farbe, sondern ist mehr blaugrau, aber zugleich so ungemein intensiv, dass ganz schwache Mengen von Eisen nur zur Verstärkung der Färbung dienen werden. Nur färbt sich dann das Plasma leicht mehr mit, als erwünscht ist, auch bedarf es relativ großer Mengen Säure, um die Eisenverbindung gelöst zu halten.

Vielleicht erwartet man nun, wenn man sich geduldig durch diese Auseinandersetzungen hindurchgearbeitet hat, von mir eine Vorschrift für eine dem Hämalaun ebenbürtige alkoholische Tinctur zu erhalten. Leider muss ich aber bekennen, dass es mir trotz der mannigfachsten Versuche nicht gelungen ist, eine solche ausfindig zu machen. Dies scheint überhaupt nicht möglich zu sein, und der

Digitized by Google

Grund dafür liegt offenbar in erster Linie, wenn nicht sogar ausschließlich darin, dass im Hämalaun den Geweben Wasser dargeboten wird[1]. So kommt denn auch — und dies ist für mich der einzige Trost, falls es einer ist — nach meinen Erfahrungen selbst die beste KLEINENBERG'sche Lösung den wässerigen Hämatoxylinlösungen, speciell der BÖHMER'schen und der DELAFIELD'schen, durchaus nicht gleich, sondern unterscheidet sich davon zu ihrem Nachtheil durch ihr vergleichsweise geringes Vermögen, in die Tiefe zu dringen[2]. Nicht als wenn sie dies überhaupt nicht thäte, aber sie färbt alsdann die oberflächlichen Schichten zu stark[3], und man muss dann unter Umständen sogar mit Säure den Überschuss entfernen. Immerhin empfehle ich aber als Ersatz der KLEINENBERG'schen Tinctur die folgende, bequem, rasch und constant herstellbare alkoholische Lösung, für die ich den kurzen Namen **Hämacalcium** vorschlage.

Hämateïn oder H.-Ammoniak 1 g, Chloraluminium 1 g, Chlorcalcium 50 g, Eisessig[4] 10 ccm, 70%iger Alkohol 600 ccm. Man zerreibe die beiden ersten Stoffe fein, gebe die

---

[1] Löst man Hämateïn und Chloraluminium unter Zusatz von Essigsäure in Wasser, und zwar genau dieselben Mengen, wie bei dem gleich näher zu beschreibenden alkoholischen »Hämacalcium«, so wirkt die Flüssigkeit beim Färben nicht gleich dem Hämacalcium, sondern gleich dem Hämalaun. Es muss also das Wasser von vortheilhaftem Einfluss auf die Tinction sein.

Ich habe mich übrigens davon überzeugt, dass auch ein längerer Aufenthalt im Hämalaun selbst zarten Geweben nicht schadet, falls sie nur gut gehärtet waren. Vom Alauncarmin und der Alauncochenille ist Ähnliches bekannt, und ich bin jetzt auch von meiner Vorliebe für alkoholische Färbemittel etwas zurückgekommen. Sie sind allerdings meist bequemer in der Anwendung und aus diesem Grunde den wässerigen vorzuziehen; wenn es sich aber um Feinheiten handelt, so würde ich gegenwärtig doch zu Lösungen mit Alaun greifen.

[2] Hierüber habe ich Folgendes ermittelt: bei im Übrigen gleichbleibenden Verhältnissen zwischen Chlorcalcium, Alkohol und Hämateïn muss man, um eine Wirkung in die Tiefe zu erzielen, viel Thonerdesalz nehmen; will man hingegen eine Lösung haben, die sich mehr auf die Oberfläche beschränkt, so darf man nur wenig Thonerdesalz zusetzen. Jene Lösung färbt aber im Allgemeinen langsam und schwach, daher muss man sie überhaupt stärker anfertigen, als die andere. Ein Zusatz von Glycerin erleichtert das Eindringen in die Tiefe, verlangsamt aber gleichfalls die Färbung.

[3] Auch das von SANFELICE empfohlene Jod (s. oben pag. 180) hilft diesem Übelstande nicht ab, sondern verhindert nur die Bildung des metallisch glänzenden Niederschlags.

[4] Oder von der gewöhnlichen Essigsäure des Handels (sie enthält etwa 50 % Eisessig) 20 ccm.

Digitized by Google

Essigsäure und den Alkohol dazu und löse kalt oder warm; zuletzt setze man das Chlorcalcium[1] hinzu.

Die Flüssigkeit ist rothviolett (aber mehr nach Roth hin als das Hämalaun) und giebt, so weit ich bisher gefunden habe, keinen Niederschlag auf den Geweben, falls diese nicht selber dazu Anlass bieten: sollten die Objecte zu roth gefärbt sein, so mag man sie mit etwas Chloraluminium (2 % in Alkohol gelöst) oder mit den oben pag. 179 Anm. 1 genannten Lösungen behandeln. Gewöhnlich werden sie aber beim Waschen in neutralem 70 %igen Alkohol bereits von selbst violett oder blau. Ausziehen mit saurem Alkohol ist in der Regel nicht nöthig.

Speciell für Hydroiden habe ich, um das Entoderm in den Tentakeln ähnlich stark zu färben wie es das Hämalaun thut, die Verdünnung des Hämacalciums mit $^1/_3$ des Volumens Glycerin gut gefunden[2]. Gleiches erzielt man durch Zusatz von Chloraluminium bis etwa zum 8fachen der Menge des Hämateïns. Und so wird man je nach dem Objecte wohl die Lösung etwas variiren müssen.

Über die Haltbarkeit der Färbungen mit Hämateïn habe ich begreiflicherweise nur geringe Erfahrungen sammeln können. Schnitte mit Hämalaun tingirt sind seit fast 3 Monaten in Glycerin theils offen, theils unter dem Deckglase völlig gut geblieben — und das will schon

[1] Ich habe das Chlorcalcium beibehalten, möchte aber befürworten, dass ein Anderer, dem Salze wie Chlormagnesium, Carnallit etc. leichter zugänglich sind, diese auf ihre Anwendung genau prüfe; ich musste mich darauf beschränken, ihre Verwendbarkeit überhaupt festgestellt zu haben. Längere Zeit habe ich geglaubt, das salpetersaure Ammoniak sei vorzuziehen, und in der That bietet es auch den großen Vortheil, dass es sich mit Alaun nicht umsetzt und dass sich bei seiner Gegenwart entschieden mehr Alaun löst als in reinem Alkohol. Indessen bin ich wieder davon abgekommen, denn um dieselben Wirkungen zu erzielen, wie mit 10 % Chlorcalcium, muss man 20—25 % salp. Ammoniak nehmen, und dann schrumpfen manche Gewebe doch nicht unbedenklich. Recht gut ist indessen folgende sehr bequem herzustellende Flüssigkeit:

Hämalaun 10 ccm, 70%iger Alkohol 10 ccm, salp. Amm. 5 g; das Salz löst sich rasch auf, man lässt aber über Nacht an einem kühlen Orte den Überschuss an Alaun auskrystallisiren und filtrirt dann ab.

Schnitte und kleinere Objecte (Auricularien, Eier mit Keimstreifen, Hydroiden) werden sehr gut darin, freilich nicht so gut wie im Hämalaun; größere Gegenstände damit in toto zu färben, habe ich nicht versucht. An Alkohol enthält die Lösung so viel wie das Grenacher'sche Boraxcarmin.

[2] Das Hämatoxylin von Ehrlich enthält noch mehr Glycerin und ist erheblich schwächer an Alkohol. Übrigens ist auch Zucker (10—20 %) hierfür ein gutes Mittel. Vielleicht ist selbst der Überschuss an freiem, unoxydirtem Hämatoxylin in der Kleinenberg'schen Lösung, dessen ich oben gedachte, nach dieser Richtung hin nicht bedeutungslos.

Digitized by Google

etwas heißen. Die Präparate in Balsam haben sich gleichfalls unverändert erhalten (nur wo das Bergamottöl, das ich angewandt hatte, nicht gut durch Terpentinöl entfernt war, blassten sie bereits nach einigen Tagen erheblich ab; auch das Nelkenöl ist gefährlich), nur mache ich hierbei auf die Möglichkeit aufmerksam, dass sie nach einiger Zeit doch verderben könnten. Das Hämateïn nämlich wird sowohl durch Oxydation als auch durch Reduction zu farblosen Körpern umgewandelt (zu Oxalsäure resp. zu Hämatoxylin); und da wir nun den Canadabalsam noch viel zu wenig kennen, um zu beurtheilen, welche Umsetzungen er allmählich erleiden oder auch veranlassen kann, so wäre es immerhin möglich, dass die Färbungen sich nicht hielten. Ein Nachdunkeln aber, wie es beim Hämatoxylin zufolge eigenen und fremden Erfahrungen mitunter vorkommt und sich ja auch jetzt leicht verstehen lässt, ist natürlich beim Hämateïn nicht zu befürchten.

Zum Schlusse möchte ich noch mit einigen Worten auf das Wesen der Färbung mit Hämateïn eingehen, wobei ich aber weit davon entfernt bin, mich über die Theorie des Färbens im Allgemeinen aussprechen zu wollen. Falls ich meine obigen thatsächlichen Angaben richtig deute, so beruht die Wirkung des uns beschäftigenden Farbstoffes darauf, dass die Verbindung Hämateïn-Thonerde aus der Lösung in Wasser oder Alkohol ausgefällt wird, und zwar nicht durch freies Kali, Natron oder Ammoniak — denn diese Basen sind in conservirten Objecten doch wohl nicht vorhanden — sondern durch organische und anorganische (z. B. phosphorsaure) Salze, sowie vielleicht durch andere organische Körper. Wir hätten es demnach mit einer rein chemischen Umsetzung zu thun, nicht etwa mit Oberflächenattraction oder ähnlichen nicht allzu klaren Vorgängen. Leider kennen wir die Verbindung Hämateïn-Thonerde nicht näher, sonst könnten wir vielleicht Genaueres über die Art, wie sie unlöslich gemacht wird, ermitteln. So viel steht jedoch schon jetzt fest, dass bei der enormen Färbekraft des Hämateïns nur ganz geringe Mengen desselben zur Ausfällung gelangen, also auch nur unbedeutende Quantitäten von Salzen in den Kernen vorhanden zu sein brauchen. Dürfen wir diese aber darin erwarten? Gewiss. Denn im lebenden Gewebe sind sie bekanntlich vorhanden und so können sie auch bei der Conservirung entweder direct oder nach Umsetzung mit dem Conservirungsmittel darin fixirt werden. Jenes würde für Alkohol zutreffen, dieses für Sublimat[1] etc. Hat man also ein Object

[1] Mir ist da besonders lehrreich der Fall gewesen, wo auf Schnitten durch

Digitized by Google

für das Färben mit Hämateïn gut conservirt, so hat man es, ohne dies eigentlich zu beabsichtigen, entweder noch besonders mit Salzen etc. versorgt oder die ihm normal eigenen niedergeschlagen; und hat man es schlecht conservirt, so hat man es entweder mit Stoffen (Chrom- oder Osmiumverbindungen etc.) überladen oder der natürlichen Salze etc. beraubt, so dass die Hämateïn-Thonerde nicht eingreifen kann. Dabei mag im letzteren Falle das »Chromatin« im Kerne noch vorhanden und durch andere Färbemittel nachweisbar sein; und es würde sich damit gewissermaßen so verhalten wie mit dem Chlorophyllkorn, das auch ohne sein Grün existiren kann. Es wäre zu wünschen, dass an geeignetem Materiale diese meine Vermuthung auf ihre Richtigkeit hin geprüft würde; man hätte dann aber auch in den Conservirungsflüssigkeiten die Stoffe festzustellen, welche sie den Objecten entzogen haben. Wie complicirt übrigens diese Dinge alle sind, geht aus dem Verhalten des Schleimes in den Becherzellen gegen das Hämateïn hervor, dessen ich bereits oben pag. 177 ff. gedachte: bei Gegenwart von Alaun bleibt er ungefärbt, mit Chloraluminium in wässeriger Lösung ebenfalls, in alkoholischer hingegen nur dann, wenn sie außerdem eine bedeutende Menge Salze enthält; hat man ihn zunächst im Hämacalcium ungefärbt gelassen und wäscht nun das Chlorcalcium durch Alkohol aus dem Schnitte aus, so färbt sich der Schleim hinterher mit Hämateïnthonerde, falls sie ihm in Alkohol ohne Salze dargeboten wird. Ich sehe wohl ein, dass man gerade diese Reihe von Erscheinungen gegen meine obige Ansicht geltend machen und darauf hinweisen kann, dass sie sich leichter durch den Grad von Dicklichkeit der Lösungen und die darauf zu beziehende verschieden starke Quellung des Schleimes, also mehr auf physikalischem Wege, erklären lassen; aber dem steht wieder entgegen, dass der Zusatz von Glycerin oder Zucker zum Alkohol den Schleim nicht unfärbbar macht. Kurz, einstweilen ist noch keine Aussicht auf eine befriedigende Erklärung

---

die in Sublimat gehärteten Eingeweide eines Fisches alle Kerne in den älteren Ovarialeiern undurchsichtig erschienen, und erst nach Anwendung von Jodalkokol die Carminfärbung, welche im Reste des Präparates überall deutlich war, auch hier hervortrat; das zeigt doch nur, dass diese Kerne das Quecksilber des Sublimates entweder von vorn herein stärker angezogen oder beim Auswaschen des ganzen Fisches mit Jodalkohol länger festgehalten hatten als die übrigen und das gesammte Plasma. Und ich wüsste nicht, wie man diese Erscheinung ohne Zwang anders als rein chemisch deuten wollte. Freilich ist damit nicht erklärt, wie der lebende Kern zu seinen Salzen kommt und warum er davon mehr oder andere hat als das Plasma.

Digitized by Google

vorhanden, und man muss sich daran genügen lassen, für die Praxis der Färberei mit Hämatoxylin einige Erleichterungen geschaffen zu haben.

Dass sich Manches von den obigen Ausführungen auch auf das Carmin anwenden lässt, versteht sich von selbst, und ich habe in der That bereits für mich Vortheil davon gezogen, bin aber noch nicht zur Aufstellung neuer einfacher Vorschriften gelangt.

Neapel, im Mai 1891.

Digitized by Google

La Dolchinia mirabilis (nouveau Tunicier)

par

Dr. Alexis de Korotneff,
Professeur à Kiew.

Avec les Planches 12 et 13 et une figure dans le texte.

N'est-il pas étonnant qu'une forme, aussi considérable que celle qui fait l'objet de notre étude, ait pu échapper, jusqu'ici, à l'investigation des observateurs?

Dans le courant du mois de février, cette année pendant mon séjour à Naples, Mr. Lo Bianco m'apporta, un jour, une forme surprenante, qui lui était complétement inconnue ainsi qu'aux pêcheurs de la station zoologique, dont cependant la surveillance faunistique s'exerce depuis près de vingt ans.

Au premier aspect, ce spécimen inconnu se présente comme un corps cylindrique, mesurant deux centimètres de diamètre sur une longueur de trente cinq centimètres environ (Pl. 12 Fig. 2). Mais cette longueur, spécifiée ici, ne peut être prise comme mesure définitive, puisque le corps en question n'est qu'un tronçon, comme le prouve la similitude absolue de ses deux extrémités. On peut donc présumer que la longueur totale de la forme entière doit de beaucoup dépasser la mesure du fragment qui nous occupe.

Ce cordon, si je puis m'exprimer ainsi, est gélatineux, transparent et jaunâtre. A travers la transparence, près d'un côté, on distingue nettement l'existence d'un axe — tube colonial. Une secousse imprimée à cette forme en fait détacher des êtres salpiformes, qui se dégagent assez facilement de l'axe intérieur dont nous avons parlé. Cet axe se dénude ainsi rapidement, tout en restant couvert de petits bourgeons.

Digitized by Google

Qu'est-ce en réalité que cette forme nouvelle, nommée *Dolchinia*[1] dont le nom nous rappelle deux formes parentes: l'*Anchinia* et le *Doliolum*? Quelles sont les distinctions de ces trois formes? Premièrement, l'Anchinie en diffère par la présence d'un pigment rouge, tandis que la forme en question est jaunâtre; ensuite la *Dolchinia* est composée d'individus, entassés les uns sur les autres, qui forment une masse entière; tandis que l'Anchinie présente une agglomération de formes isolées, dont les contours se dessinent très nettement; enfin, troisième différence, et c'est la plus essentielle, l'Anchinie, ayant un système musculaire rudimentaire, flotte à la surface de l'eau; d'une part, les contractions des individus sont trop faibles, et divergent trop de direction pour pousser la colonie dans un certain sens déterminé; d'autre part, elle est incapable de se mouvoir spontanément, et se trouve toujours à la merci des flots. Notre forme, au contraire, n'offre pas ce caractère d'inertie: une observation superficielle suffit à démontrer l'autonomie et l'indépendance des mouvements de la *Dolchinia*; la colonie se recourbe sur elle-même, descend dans la profondeur du bocal ou remonte à la surface. Ces mouvements sont dus, comme nous le verrons plus loin, à un développement considérable du système musculaire.

Enfin, au moyen de violentes contractions, les individus de la colonie s'en détachent assez facilement et continuent à exister par eux-mêmes; tandis que les individus de l'Anchinie, séparés artificiellement, vivent difficilement une fois isolés.

Examinons maintenant les analogies que notre forme semble présenter avec une queue énorme (prolongement dorsal) qui se serait détachée à un *Doliolum* nourrice (Pflegethier): cette comparaison s'offre fort justement à l'esprit. En effet, les individus qui flottent en quantité autour de notre forme apparaissent comme de vrais Doliolums, avec leurs formes caractéristiques de petits tonneaux, avec leurs muscles entourant le corps, genre cerceau, et enfin avec leurs mouvements énergiques et saccadés.

Mais un examen plus approfondi nous montre que la ressemblance, qui paraît exister entre notre colonie et le *Doliolum*, est loin d'être complète. Premièrement un choc fait détacher de notre colonie

[1] Ce sont Mrs. les Professeurs Eisig et Mayer qui ont bien voulu être les parrains de cette forme singulière et la dénommer ainsi (ce double parrainage, qui n'est pas d'usage entre les bons protestants, s'explique par l'importance phylogénétique du filleul).

Digitized by Google

tous les individus: chez le *Doliolum* la queue reste toujours couverte des individus latéraux. Deuxièmement, les individus, qui se trouvent sur la queue de notre forme, appartiennent tous au même genre, et ne diffèrent que par les dimensions et non anatomiquement; au contraire chez le *Doliolum*, comme on le sait, on trouve deux sortes de formes stériles: l'une (bourgeons latéraux), qui n'a aucune ressemblance extérieure avec la forme sexuée; l'autre, qui ressemble à la forme sexuée (bourgeons médians). En dernier lieu, la grandeur des dimensions et l'existence indépendante de toute la colonie de la *Dolchinia* l'éloignent sensiblement du *Doliolum*.

En résumé, il est incontestable que nous sommes en présence d'une forme »sui generis«, qui doit être placée à côté de l'*Anchinia* et du *Doliolum*, et qui constitue, avec ceux-ci, un groupe à part, une famille si l'on veut, des Cyclomyaria (v. page 125 de la Monographie d'Uljanin sur le *Doliolum*; Fauna und Flora des Golfes von Neapel 1884).

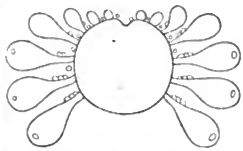


Fig. 1. Tube colonial avec ses zooïdes.

Ainsi la Dolchinie est composée d'un tube colonial qui porte des zooïdes, fixés d'une façon peu solide. La disposition des zooïdes est assez régulière: de deux côtés du sillon qui parcourt le tube le long de la partie supérieure (voir la figure dans le texte), se trouvent les plus jeunes zooïdes, et à mesure de leur éloignement du sillon indiqué, l'âge et la grandeur des zooïdes augmentent: les plus adultes sont les plus éloignés. La face inférieure du tube reste toujours libre de zooïdes. Ce qui regarde les bourgeons ambulants, on les trouve partout entre les zooïdes.

Tube colonial (Planche 13). Le tube colonial, dont une petite partie est présentée à la Fig. 4 (Pl. 12), se compose d'une seule couche de cellules épithéliales (Pl. 13 Fig. 4) qui rappellent beaucoup celles du *Doliolum*; leur forme est hexagonale ou pentagonale; elles contiennent un noyau, recourbé en fer à cheval, qui a des granulations réfringentes. Ce noyau est entouré d'un amas de protoplasma qui donne des pseudopodes vers la périphérie. Les cellules en question ont une tendance prononcée à se diviser. Ce phénomène est surtout visible le long du sillon qui parcourt le tube au milieu des zooïdes. Intérieurement le tube colonial est rempli d'une masse gélatineuse, dans laquelle on trouve des cellules arrondies (Fig. 4 *c.t*) et disséminées en assez grande quantité; ces cellules possèdent un noyau volumineux et sont pourvues de prolongements étoilés (Fig. 34);

Digitized by Google

en somme, ce ne sont que les éléments caractéristiques de la tunique des Ascidies; ils font absolument défaut chez le *Doliolum*, tandis que leur présence est très accentuée chez l'Anchinie. Ils se multiplient avec rapidité, ce qui occasionne leur agglomération sur certains points du tube: de là, il est à présumer que les cellules se dispersent tout le long de la tunique.

Le second genre d'éléments, qui se trouvent également dans l'intérieur du tube colonial, est constitué par de grosses cellules douées de mouvements amiboïdes très actifs (Fig. 4 *c.a b*). Le noyau de cette espèce de cellule est peu volumineux; il est entouré de granulations, qui ne passent jamais dans les prolongements amiboïdes.

Extérieurement, le tube colonial est enveloppé d'une épaisse couche gélatineuse, qui à son tour contient des éléments cellulaires également de deux espèces: premièrement ceux que nous avons signalés dans l'intérieur du tube, mais ici sans agglomération; deuxièmement des cellules amiboïdes lobées, avec une granulation grossière (Fig. 16 *c.am*) qui rappellent beaucoup les grosses cellules, déjà mentionnées, tout en étant d'une dimension plus petite; il est probable qu'il existe une affinité entre ces deux genres de cellules — je veux dire que les petites cellules extérieures peuvent être produites par les grandes cellules intérieures[1].

Cette seconde espèce de cellules joue un rôle des plus importants dans le maintien constitutif de la colonie: elles servent à la locomotion et à la fixation des bourgeons. Ce sont de vrais phagocytes, comparables aux éléments connus chez l'Anchinie (leur signification est identique).

En examinant un bourgeon vivant, placé au-dessus de la couche gélatineuse du tube colonial, nous le voyons muni de grands prolongements en quantité différente et pourvus d'un protoplasma transparent, d'où partent de tous côtés des pseudopodes minces et granuleux. Par l'adhérence de leurs pseudopodes, les bourgeons se fixent et se déplacent le long du tube (Fig. 1, 5 et 8). Les prolongements des bourgeons ne restent pas seulement à la surface de la tunique, mais encore ils pénètrent dans l'intérieur de la couche gélatineuse (Fig. 8), en se dirigeant vers l'épithélium du tube sur lequel ils se fixent définitivement.

[1] Indépendamment de ces trois genres cellulaires, on trouve, en dedans et en dehors du tube, un autre genre de cellules très peu nombreuses, d'un aspect alvéolaire, et qui ont un tout petit noyau; ces cellules se rencontrent aussi à la surface de la masse gélatineuse; leur rôle m'est complétement inconnu.

Digitized by Google

On peut expliquer la provenance des pseudopodes de deux manières: Uljanin a pensé pouvoir affirmer que chez le *Doliolum* les pseudopodes appartenaient à l'exoderme des bourgeons; J. Barrois au contraire indiqua chez l'Anchinie la présence d'une rangée de grosses cellules amiboïdes spéciales chargées du transport des bourgeons le long du tube colonial[1]. En ce qui concerne la *Dolchinia*, a priori il serait déjà difficile d'admettre que des prolongements aussi considérables que ceux que nous avons trouvés, puissent être produits par la mince couche des cellules épithéliales du bourgeon. Si nous admettons l'opinion de Barrois, il nous paraît peu plausible d'attribuer les prolongements en question à une seule et unique cellule.

Une coupe effectuée au travers de n'importe quel bourgeon prouve premièrement que l'explication d'Uljanin n'est pas admissible, et deuxièmement que les pseudopodes du bourgeon sont dus en majeure partie à un amas entier de cellules ambulantes (Fig. 13). On peut facilement constater la vérité de cette dernière assertion sur un bourgeon primaire (Urknospe) qui dans toute sa longueur est muni de deux rangées de cellules ambulantes, disposées bien symmétriquement (Fig. 15); ces mêmes cellules ambulantes accompagnent non seulement le bourgeon-mère, mais encore les petits bourgeons secondaires qui en proviennent.

Zooïde. Celui-ci présente comme tous les Doliolums la forme d'un petit tonneau à doubles parois (Pl. 12 Fig. 1) ayant deux ouvertures: l'une antérieure, qui conduit dans une cavité pharyngienne, et l'autre postérieure, celle du cloaque. Le pharynx est séparé du cloaque par la membrane branchiale, dont la disposition est assez particulière chez notre espèce: elle ne présente pas une membrane simple, une cloison trouée, comme chez le *Doliolum Mülleri*, mais une voile fortement gonflée en arrière, et dont les bords sont attachés suivant une ligne courbée, comme nous le voyons chez le *D. Ehrenbergii* et *D. Gegenbauri*. Par suite de cette disposition de la membrane branchiale, la cavité du cloaque chez notre espèce est plus spacieuse. Une coupe transversale (Pl. 13 Fig. 35) nous démontre que chaque branchie est attachée aux parois de la cavité pharyngienne non seulement par ses bords, mais aussi par sa partie médiane qui sépare les deux rangées d'ouvertures branchiales. Les

[1] J. Barrois, Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. in: Journ. Anat. Phys. Paris Tome 21 1885.

Digitized by Google

deux espaces, placés derrière chaque branchie, tombent dans le cloaque, qui possède ainsi quatre prolongements très prononcés: deux du côté ventral et deux du côté dorsal. Un point important à citer, c'est que le sommet de la membrane branchiale s'attache, du côté dorsal, aux parois de la cavité pharyngienne dans le troisième espace intermusculaire, du côté ventral dans le quatrième espace près du quatrième muscle transversal; cette disposition rappelle suffisamment le *D. Gegenbauri*, dont la branchie dorsale a le même point de départ, mais dont la branchie ventrale s'attache plus en arrière.

Muscles. Le zooïde possède huit bandes musculaires, d'une largeur moyenne; les deux terminales sont, comme toujours, les plus minces; le pédoncule possède une paire supplémentaire de muscles longitudinaux (Pl. 12 Fig. 1) qui commencent à la base du pédoncule et montent vers l'intestin; cette paire représente le septième muscle du corps, reculé complétement dans le pied. La structure des muscles de la Dolchinie diffère, en quelques points, de celle du *Doliolum*: au lieu de noyaux allongés et en quantité restreinte, on les trouve arrondis; et leur faculté de se propager est si active qu'elle produit des agglomérations nucléaires.

Le système nerveux de la *Dolchinia* (Pl. 12 Fig. 1) ne présente aucune particularité: il est exactement conforme à celui du *Doliolum*. Le ganglion se trouve situé dans le troisième espace intermusculaire; d'après les recherches d'Uljanin sur le *Doliolum*, ce ganglion possède trois paires de nerfs latéraux et deux nerfs impairs, dont l'un, antérieur, se dirige vers l'ouverture du pharynx et l'autre, postérieur, vers la membrane branchiale.

En avant du ganglion nerveux on trouve une fosse olfactive qu'un funicule relie avec celui-ci. La vésicule auditive fait complétement défaut chez la Dolchinie.

Rien de bien nouveau pour l'intestin. Le sac pharyngien, très spacieux, est muni d'une bande vibratile qui est en spirale. L'endostyle est long. Le tube digestif rappelle celui du *D. Gegenbauri*: il comprend un œsophage, un estomac qui affecte la forme d'une vésicule gonflée, et un intestin aplati qui, après avoir décrit une courbe complète sur lui-même, s'ouvre dans le cloaque; l'anus, par sa position, fait face à la bouche. Le canal intestinal offre une teinte jaune sur toute son étendue. Il me reste encore à mentionner deux glandes ramifiées qui sont placées près de l'estomac immédiatement après l'intestin (Pl. 12 Fig. 1 *gl*). Les mêmes glandes se retrouvent chez le *Doliolum*, mais avec cette différence que leurs

Digitized by Google

canaux excréteurs se réunissent avant de s'ouvrir dans l'intestin, tandis que chez la *Dolchinia* les canaux restent séparés sur toute la longueur. — Le cœur se trouve, comme à l'ordinaire, situé à l'extrémité postérieure de l'endostyle; sa structure présente un caractère qu'il est important de mentionner.

Déjà Grobben[1] a signalé la présence d'un épithélium cylindrique au dos du péricarde (Mittelfeld de Grobben). Toutefois Uljanin a su démontrer que le dos du péricarde est composé au contraire de cellules plates ainsi que tout le reste du péricarde, et que par conséquent, le prétendu Mittelfeld n'est, d'après lui, qu'une formation qui se trouve dans le cœur lui-même. Cette dernière affirmation n'est pas exacte, comme la fig. 20 (Pl. 13) le prouve d'une façon évidente: la plaque centrale (Mittelfeld) est une formation tout à fait indépendante qui n'a rien à faire avec le cœur proprement dit; c'est un corps semi-lunaire dont la partie adhérente au cœur est composée de cellules allongées, tandis que la partie qui forme la voûte contient une rangée de cellules cylindriques. Cette formation doit être envisagée comme une partie détachée du péricarde, elle ne joue probablement pas de rôle physiologique, ce n'est qu'un organe rudimentaire.

Organes génitaux. La forme sexuée de la *Dolchinia*, comme le *Doliolum*, est hermaphrodite; les organes génitaux (Pl. 12 Fig. 5 *gn*) sont disposés dans la cavité du corps; ils affectent chez la Dolchinie la forme d'un sac recourbé, dans le fond duquel les zoospermes se développent indépendamment des œufs, qu'on trouve seulement dans la partie antérieure du sac. D'après cet aspect extérieur les organes génitaux de la Dolchinie se rapprochent de ceux du *D. Mülleri* et s'éloignent entièrement de ceux du *D. Gegenbauri*, dont les organes sont si longs qu'ils atteignent avec leur bout antérieur le troisième espace intermusculaire.

Bourgeonnement. Ainsi que nous l'avons dit, la distribution des bourgeons ambulants le long du tube colonial n'offre aucune régularité: on les trouve confondus sans distinction d'âge ni de grandeur au milieu des zooïdes; toutefois leur agglomération est toujours plus considérable le long du sillon médian du tube que sur les parties latérales. La face inférieure, privée de zooïdes, ne porte jamais de bourgeons ambulants.

---

[1] Carl Grobben, *Doliolum* und sein Generationswechsel. in: Arb. Z. Inst. Wien 4. Bd. 1882.

Digitized by Google

Quand le bourgeon est simplement implanté dans la gélatine du tube colonial, l'épithélium du tube ne manifeste aucun changement; mais dès que le bourgeon touche les parois du tube, l'aspect de son épithélium se modifie (Pl. 13 Fig. 25): il devient cylindrique et montre une tendance prononcée à la multiplication. Plus tard, quand le bourgeon est déjà formé dans tous ses points essentiels et qu'il laisse apparaître les différents organes, la paroi du tube s'accroît rapidement de manière à produire un épaississement. Les dimensions de cet épaississement s'augmentent très vite; ses cellules se multiplient et constituent bientôt une plaque ovale, qui reste entièrement soudée au pédoncule du zooïde. Nous partageons complétement l'opinion de Barrois qui pense que non seulement cette plaque sert à assurer l'adhérence du bourgeon au tube colonial, mais encore qu'elle joue un rôle assez important dans les échanges qui s'effectuent, sans aucun doute, entre les zooïdes et la colonie entière.

Il est incontestable que les bourgeons n'ont aucune relation génétique avec le tube colonial et que par conséquent, ils ne peuvent être regardés comme issus d'un bourgeonnement à la surface de ce tube: ils doivent certainement leur origine à une source étrangère, et le tube ne les porte que pendant la durée de leur développement. Mais alors d'où proviennent ces bourgeons?

La résolution de cette question ne peut être qu'hypothétique jusqu'à ce que la forme-mère (ou plutôt la forme agame) du tube colonial soit trouvée. Mais en nous rapportant à l'analogie que présente la *Dolchinia* avec le *Doliolum*, nous devons supposer que la forme agame mère de notre animal possède un stolon prolifère, dont les bourgeons se détachent pour aller se planter le long de la queue (prolongement dorsal). Les bourgeons du tube colonial jouissent de la propriété de se séparer en petites particules — bourgeons secondaires — par un procédé qui peut être regardé soit comme bourgeonnement soit comme division. Ces particules, ou si l'on veut, ces germes, produisent, au moment de leur séparation, des pseudopodes dus aux cellules ambulantes, et se propagent dans un certain rayon (Fig. 7), ce qui est nullement le cas des bourgeons qui se sont fixés sur les zooïdes: en quittant l'»Urknospe« (bourgeon primaire du zooïde), ils s'établissent dans son voisinage (Fig. 3 et 6).

La fixation sur le tube colonial s'effectue, ou par des bourgeons primaires, ou par ses germes. Ainsi la Fig. 6 (Pl. 12) nous représente un bourgeon primaire au moment où un germe, prêt à se séparer, tend déjà de tous côtés ses pseudopodes, tandis que le bourgeon lui-même

Digitized by Google

produit un pedoncule (qui n'est autre chose que la couche épithéliale du bourgeon allongée dans le sens du tube colonial) qui cherche à pénétrer la tunique. En même temps les parois d'un zooïde tout jeune présentent au niveau de la masse gélatineuse du tube (Fig. 12 *br.p*) un renforcement qui n'est pas recouvert de gélatine: les parois de cette cavité sont composées de cellules cylindriques, qui contiennent des granulations. Quand un bourgeon secondaire se promène le long du tube, il peut arriver qu'il tombe directement dans cette petite crevasse et, y trouvant peut-être un milieu favorable à la nutrition, il s'y fixe immédiatement. Une fois fixé, il commence à se développer rapidement en longueur, et se transforme en un corps allongé qui a l'apparence extérieure d'une fève dont on distingue facilement l'extrémité antérieure plus ou moins conique de l'extrémité postérieure arrondie. Le bourgeon de cette forme est la vraie »Urknospe« d'Uljanin. Mais le terme laisse à désirer, parcequ'il désigne improprement ici une formation secondaire qui ne provient directement en aucune façon du stolon prolifère de la forme-mère. L'extrémité antérieure distribue des bourgeons, qui ne peuvent être considérés comme germes: leur dimension est beaucoup plus grande et leur structure laisse transparaître des organes naissants. Cependant voici la différence principale qui existe entre les bourgeons des zooïdes et ceux du tube colonial: ceux-ci ne se divisent jamais après leur fixation, mais ils se transforment directement en zooïdes; tandis que le bourgeon primaire fixé sur un zooïde ne se transforme jamais en zooïdes, et sert uniquement à produire toute une génération de nouveaux bourgeons.

Le bourgeon primaire du zooïde est accompagné (Fig. 15) de cellules ambulantes, qui lui servent comme de roulettes. Au fur et à mesure que les bourgeons se détachent, ils se disposent régulièrement en formant une colonie complète de bourgeons. Un tout jeune groupe est présenté à la Fig. 3 (pl. 13): on y distingue trois bourgeons d'une venue successive; deux sont placés dans la concavité du bourgeon primaire. La Fig. 6 présente un groupe d'un âge beaucoup plus avancé: les bourgeons sont disposés en rangs qui divergent obliquement, à partir de l'extrémité antérieure du bourgeon primaire (Urknospe). On rencontre les bourgeons adultes à la périphérie, tandis que les jeunes sont compris dans l'angle formé, d'un côté, par le bourgeon primaire, de l'autre par la série des bourgeons adultes (Fig. 6). C'est à plus de quarante que se monte le nombre de bourgeons d'un groupe (Pl. 12 Fig. 5), sans que pour cela nous ayons pu constater

Digitized by Google

un amoindrissement quelconque du bourgeon primaire: il est vraisemblable que, tandis qu'une extrémité donne des bourgeons, l'autre s'accroît d'autant. Toutefois le nombre des bourgeons ne dépasse pas la cinquantaine, parceque, dès que les bourgeons périphériques ont atteint un assez grand développement pour pouvoir quitter leur point de fixation, ils se détachent pour vivre d'une existence indépendente. Dans un groupe adulte il y a toujours deux bourgeons en état de quitter le zooïde nourrice. L'excavation du zooïde, qui accapare le bourgeon primaire, ne produit pas de tunique, ainsi que nous l'avons déjà signalé; ce sont surtout les éléments environnants qui contribuent le plus à la formation de celle-ci. C'est pour ce motif que la masse gélatineuse s'accumule par dessus les bourgeons, en les couvrant d'un épais manteau qui les protége (Pl. 12 Fig. 3). Ainsi les bourgeons restent libres dans une sorte de niche d'où surgissent les parties antérieures des adultes, lorsqu'ils sont prêts à quitter la nourrice (Fig. 5). Ce caractère manque chez l'*Anchinia* et se rencontre seulement chez le *Doliolum*.

En ce qui concerne les phénomènes intérieurs du bourgeonnement, il est fort à remarquer que ce procédé chez la *Dolchinia* rappelle au commencement beaucoup plus celui de l'*Anchinia*, que celui du *Doliolum*. Nous avons étudié le bourgeonnement de la *Dolchinia* tour à tour sur un matériel frais, et sur des échantillons colorés par le borax carmin ou par l'Hæmalaun de P. Mayer que je recommande particulièrement. Il ne faut pas songer à détacher les bourgeons: on est obligé de couper ensemble tout le groupe avec le pédoncule du zooïde, ou avec le tube colonial qui les porte.

Les plus jeunes bourgeons se trouvent sur le tube; le premier stade que j'ai réussi à observer (Fig. 21) présente un petit globule, accompagné de trois petites cellules ambulantes. Ce qu'il y a surtout d'extraordinaire, c'est que les éléments de ce germe minuscule sont en rapport avec sa propre grandeur: le bourgeon s'accroît et ses éléments grossissent simultanément. Les cellules du germe sont tellement petites que leurs noyaux se présentent comme des granulations. Extérieurement le bourgeon est couvert d'une couche épidermique (exoderme) qui offre l'aspect d'un épithélium aplati; la masse intérieure du bourgeon est solide; on y distingue deux genres de cellules: les unes contenant de grands noyaux, et les autres ne renfermant que des noyaux à peine perceptibles. La composition du bourgeon reste la même aux stades postérieurs; on y voit les trois sortes de cellules (Fig. 21, 22 et 23). Si l'on prend comme point de

Digitized by Google

départ les caractères morphologiques des éléments, on peut distinguer les trois couches embryonnaires: exoderme ou couche épithéliale, endoderme ou l'amas de gros noyaux, et mésoderme ou cellules d'une taille minime, qui forment le reste de la masse intérieure. Jusqu'ici les bourgeons sont indépendants du tube colonial, mais après ces modifications ils commencent à s'empâter dans la couche gélatineuse; après l'avoir perforée, le bourgeon se fixe (Fig. 25) et sa structure laisse entrevoir la formation des organes futurs.

Pour ce qui regarde les changements ultérieurs, passons aux bourgeons qui se plantent sur le zooïde. En examinant la coupe longitudinale d'un bourgeon primaire, on trouve dans sa composition les trois sortes d'éléments cellulaires déjà mentionnées (Fig. 13): 1° l'exoderme comme enveloppe de tout le corps, 2° une masse interne inférieure avec des éléments minces, et 3° une masse interne supérieure avec des éléments grossiers; les cellules ambulantes qui accompagnent le bourgeon primaire, atteignent parfois des proportions considérables. Ce bourgeon, presque rond, se transforme en un corps allongé (en forme d'haricot, Fig. 14) qui a la même structure intime; il est déjà susceptible de détacher à son extrémité antérieure des bourgeons secondaires. La coupe transversale (Fig. 26) d'un bourgeon primaire démontre que la couche inférieure de la masse interne se compose de trois bandes cellulaires longitudinales dont l'une est médiane (*ph*) et les deux autres latérales (*m*); les dernières produisent le système musculaire, tandis que la première préside à la formation du pharynx. La même structure est propre à un bourgeon qui vient de se détacher; cependant il ne conserve pas longtemps le même caractère. Toute la couche inférieure devient latérale (Fig. 27); la disposition de ses trois parties (pharynx et muscles) change (suivant la fig. 27): de verticales elles deviennent horizontales par rapport au pharynx. Dans la masse des grosses cellules on voit une cellule de la base devenir distincte pour former l'organe génital (Fig. 27 *gn*), tandis que le reste sert à la production du système nerveux. Le pharynx (*ph*) devient bientôt un corps particulier et circonscrit, pendant que les éléments de l'organe génital se sont multipliés (Fig. 28 et 29 *gn*). On retrouve la même disposition dans la fig. 28, mais avec cette seule différence que la naissance du cloaque y est apparente. Bientôt le pharynx augmente de volume et occupe la partie supérieure du bourgeon (Fig. 30). Cette coupe, qui est faite dans un sens vertical à la coupe 28, nous fait voir le pharynx déjà volumineux, accompagné, au-dessus, de l'extrémité supérieure du ganglion nerveux;

Digitized by Google

et au-dessous, des organes génitaux, pourvus de chaque côté de bandes musculaires, partagées en deux moitiés. Dans un stade ultérieur, une cavité se creuse dans le pharynx, dont les parois présentent alors, du côté ventral, un sillon, qui est l'endostyle (Fig. 31). En même temps, le cloaque se développe considérablement et forme un enfoncement exodermique qui correspond à celui du pharynx (Fig. 17). Puis le pharynx s'allonge dans la direction du pédoncule pour produire l'intestin (Fig. 10), et les parois du pharynx, de chaque côté de l'intestin, portent deux appendices solides. Ceux-ci, peu après leur apparition, deviennent creux (Fig. 32), et leur cavité communique avec la cavité du pharynx (Fig. 9). Ces deux appendices creux qui, on vient de le dire, communiquent déjà avec la cavité pharyngienne, se dirigent ensuite vers le cloaque, dans la cavité duquel ils viennent également s'ouvrir (Fig. 11). L'intestin s'ouvre aussi dans le cloaque, et, par suite de cette disposition, le pharynx est mis en communication interne avec le cloaque, par la cavité de l'intestin et par les deux ouvertures des appendices pharyngiens. Alors quatre prolongements creux partent du cloaque et se dirigent vers le pharynx: les deux postérieurs viennent s'appuyer sur le pharynx du côté dorsal (Fig. 33), et les deux antérieurs, qui se portent du côté ventral, n'atteignent pas directement le pharynx, mais ils longent les sacs ou appendices pharyngiens (Fig. 12). C'est à ce moment que survient la formation des branchies. Entre les deux prolongements ventraux du cloaque et les sacs pharyngiens, une communication s'établit par des ouvertures branchiales (Fig. 12); ainsi est constituée la partie ventrale des branchies. Quant à leur partie dorsale, elle est formée par la soudure des prolongements postérieurs du cloaque avec le pharynx, qui entre ainsi en communication directe avec eux, également par des ouvertures branchiales. Plus tard, les sacs pharyngiens deviennent une partie intégrante du pharynx, sans qu'on puisse établir une délimitation entre ces deux formations. Le rapport du pharynx au cloaque est alors celui que présente la fig. 12, qui nous montre le cloaque avec deux de ses prolongements seulement: l'un antérieur et l'autre postérieur (les deux autres prolongements, pas figurés dans le dessin, doivent être imaginés, à son arrière-plan).

La formation du cœur s'opère par un procédé tout à fait typique: il se manifeste d'abord par un prolongement du pharynx (Fig. 18), puis ce prolongement se détache et se transforme en un sac (Fig. 19) qui constitue le péricarde, qui à son tour, par voie d'invagination, produit le cœur.

Digitized by Google

En comparant le bourgeonnement de la *Dolchinia* avec celui du *Doliolum*, nous trouvons le bourgeon de notre forme beaucoup plus simple au début, sans aucune trace d'organes futurs; ce n'est que dans les phases ultérieures de leur évolution que leur ressemblance devient alors frappante: chez les deux sujets, le cloaque est une formation exodermique, un renfoncement tout à fait indépendant du pharynx; les deux prolongements ou appendices du pharynx constituent avec le cloaque les branchies (Fig. 35). Le bourgeonnement de l'Anchinie offre avec celui de la Dolchinie une assez grande analogie dans la première phase de formation où le bourgeon apparaît tout à fait simple et primitif. Mais dans les transformations successives le bourgeonnement de l'Anchinie présente des caractères qui rappellent les Ascidies, et l'éloignent en conséquence absolument du *Doliolum* et de la *Dolchinia*. Car le même mode de formation des cavités péribranchiales et du cloaque existe chez l'Anchinie et chez les Ascidies. En effet, d'après le travail de Barrois, les cavités péribranchiales ne se produisent pas comme chez le *Doliolum*, à l'aide de prolongements provenant du cloaque, mais bien par suite d'une double invagination de l'exoderme à droite et à gauche de la ligne médiane du corps. Ces ouvertures, comme on le sait, s'avancent l'une vers l'autre, et une dépression médiane les unit pour former un cloaque commun. Cette disposition est parfaitement conforme aux recherches que E. van Beneden et Ch. Julin ont faites sur le développement postembryonnaire de la Phallusie[1]. Il en ressort que le cloaque du *Doliolum* d'une part, et celui de l'Anchinie de l'autre présentent une formation morphologique bien différente.

Essayons maintenant de comparer le bourgeonnement exposé avec un développement embryonnaire. Dans le chapitre sur le bourgeonnement du *Doliolum*, Uljanin se garde bien de parler de couches embryonnaires; il signale dans le bourgeon la présence d'un épiderme et de sept masses intérieures, sans les rapporter aux couches embryonnaires. Si nous consultons le remarquable mémoire de Barrois sur l'Anchinie, nous nous apercevons que le savant auteur, en traitant la question des couches embryonnaires, l'a laissée quelque peu confuse. Ainsi il parle »d'un endoderme, qui se sépare en un noyau endodermique (masse pharyngo-stomacale) entouré de cellules nerveuses, cellules génitales et cellules disséminées«; en

[1] Ed. van Beneden et Charles Julin, Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroides*). in: Arch. Biol. Tome 5 1885.

Digitized by Google

outre, il signale encore intérieurement »un épaississement mésodermique«. La masse nerveuse et les cellules génitales auraient donc alors la même provenance endodermique?

Une semblable confusion résulte de nos propres observations. Dans le bourgeon du début, on discerne nettement trois sortes d'éléments qu'on est très tenté de regarder comme trois couches embryonnaires. Mais la couche extérieure (exoderme?) ne donne que des téguments; la masse interne avec de gros noyaux (endoderme ou mésoderme?) produit le système nerveux et les organes génitaux! enfin la masse interne avec les petits noyaux (mésoderme ou endoderme?) forme l'intestin (pharynx et estomac) et le système musculaire. Ainsi toutes nos idées sur l'infaillibilité du principe embryogénique sont contredites et ne peuvent s'appliquer au cas présent. La seule manière possible d'expliquer ce phénomène c'est de le rapporter à des analogies connues. Le développement des Salpes paraît seul présenter le même genre de phénomènes. Chez la Salpe, comme chez les Cyclomyaria, le développement des organes s'accomplit indépendamment des couches embryonnaires. A quelle cause attribuer cette formation? Ne semble-t-il pas que l'on se trouve en présence du caractère rudimentaire qui distingue tout le groupe des Tuniciers? Ne faut-il pas rapporter à la tératologie les particularités d'organisation et de développement qui caractérisent ce groupe?

Il existe une grande ressemblance entre la forme signalée par Eschscholtz et Rathke[1], sous le nom de *Anchinia Savigniana*, et la *Dolchinia*.

Cette *A. Savigniana* est un tronçon, d'une longueur de 6 pouces, couvert de Doliolums; elle a été trouvée par Rathke (à une latitude de 46°) dans le Nord de l'Océan Atlantique. Gegenbaur et Grobben supposent que ce n'est qu'une partie du prolongement dorsal d'un *Doliolum* considérable, couvert de zooïdes nourrices de la deuxième catégorie. Signalons également un autre caractère qui tendrait à prouver l'identité probable de l'*Anchinia Savigniana* et de la *Dolchinia*; c'est que les branchies de la première rappellent les branchies du *D. Ehrenbergii*.

Si le *Doliolum* et l'Anchinie d'un côté sont comparés avec la *Dolchinia* de l'autre, on découvre que les deux premiers présentent un cycle composé de quatre formes différentes; une forme agame,

[1] Arch. Naturg. Jahrg. 1835.

Digitized by Google

deux stériles et une sexuée; avec cette seule différence que chez le *Doliolum* le rôle des formes stériles est plus spécifié, au point de vue morphologique et physiologique, que chez l'Anchinie: nous constatons en effet que l'une des formes stériles (forme latérale) nourrit la colonie, l'autre (forme médiane) nourrit le bourgeon sexué. Mais chez l'Anchinie on ne distingue pas le rôle spécial de chaque forme stérile: toutes deux servent probablement à nourrir la colonie, sans que le bourgeon sexué, qui se place directement sur la queue, ait besoin d'une nourriture spéciale que lui aurait procurée la nourrice (Pflegethier). Ainsi une des formes stériles de l'Anchinie[1] — précisément celle que j'ai découverte — ressemble à la sexuée, et peut être mise en parallèle avec le »Pflegethier«: elle doit être considérée comme un organisme rudimentaire, dont la mission directe, de soigner le bourgeon sexué, ne se remplit plus.

En admettant ce point de vue, l'Anchinie serait une forme plutôt moderne, ce qui serait en contradiction avec l'opinion d'Uljanin. Le savant russe, prenant comme base un polymorphisme plus restreint (le travail de Barrois sur l'Anchinie n'étant pas encore publié), composé seulement de trois et non de quatre générations, regarde l'Anchinie comme une forme ancestrale. Mais actuellement, quand nous savons que l'Anchinie contient aussi quatre formes différentes, dont une est physiologiquement rudimentaire, nous sommes obligés d'accorder au *Doliolum* la priorité d'origine sur l'Anchinie.

Si nous imaginions une forme hypothétique encore plus moderne, postérieure à l'Anchinie, nous la trouverions déjà complétement privée de »Pflegethiere«, tout en restant composée de trois générations: une agame, une stérile (forme latérale) et une sexuée.

D'autre part, si nous remontions à une forme phylogénétiquement antérieure, ancestrale, au *Doliolum*, nous la verrions constituée aussi par trois générations, mais dont la médiane serait le »Pflegethier«; cette forme, connue maintenant, est la Dolchinie qui en réalité n'a que trois générations, dont une est le »Pflegethier«, qui remplace pour ainsi dire la forme latérale.

De cette façon la suite phylogénétique serait celle-ci:

1. les bourgeons provenant du stolon prolifère produisent seulement une nourrice (Pflegethier), qui soigne la forme sexuée *Dolchinia.*
2. les bourgeons produisent déjà deux nourrices différentes: une de

[1] Zeit. Wiss. Zool. 40. Bd. 1884.

Digitized by Google

la colonie (forme latérale) et une autre (Pflegethier) de la forme sexuée *Doliolum.*

3. les bourgeons produisent aussi deux nourrices différentes, mais la forme sexuée, ou plutôt son germe, ne veut plus se planter sur sa nourrice, préférant se fixer[1] directement sur le tube colonial; le Pflegethier est rudimentaire *Anchinia.*
4. les bourgeons produisent seulement une nourrice qui soigne la colonie (forme latérale); le »Pflegethier« n'existe plus *Forme hypothétique.*

Enfin une réduction génétique plus extrême serait une simple alternance de générations, agame et sexuée, avec une abolition de la forme stérile.

Il est difficile de dire quelque chose de bien positif sur la forme agame inconnue de la *Dolchinia.* Il n'est pas douteux cependant qu'elle possède un stolon prolifère, et une queue comme le *Doliolum.* Chez la *Dolchinia,* les dimensions de la forme agame devraient dépasser de beaucoup celles de la forme sexuée, pour qu'elle pût traîner une queue aussi lourde et d'une aussi prodigieuse longueur. Mais dans le cas où l'animal en question se serait séparée prématurément de sa propre queue, aucun motif ne nécessiterait qu'elle présentât alors de fortes dimensions.

Barrois suppose un rapport proportionnel entre la queue de l'Anchinie et la forme agame; il s'ensuit qu'il est obligé d'admettre une taille très volumineuse pour la dernière. Des dimensions aussi développées entraîneraient fatalement une grande fragilité de parois, qui forcerait la forme agame à se maintenir à une profondeur constante de quelques mètres à l'abri de l'agitation de la surface: ce serait pour cette raison que la forme agame de l'Anchinie a passée inaperçue jusqu'à ce jour. Suivant les indications de Barrois, quelques uns des tubes flottants d'Anchinie qu'il a rencontrés, atteignaient une longueur de 10 à 12 centimètres; tandis que chez la Dolchinie les tubes que j'ai pu observer dépassaient 35 centimètres. En adoptant la manière de voir de Barrois, on devrait conclure de la longueur des tubes de la Dolchinie à une dimension de sa forme agame triple ou quadruple de celle de l'Anchinie; dimension nécessaire à la traction de cette queue si considérable qui exige une force

[1] Il est évident que je partage complétement l'opinion de Barrois, d'après le quel les tronçons de l'Anchinie avec leurs plantations différentes, ne sont que des parties consécutives d'une seule queue.

Digitized by Google

musculaire très grande pour que l'intégrité de l'ensemble soit maintenue.

Nous trouvons cependant que la supposition de Barrois est facultative et ne s'impose pas absolument. Car dans le cas de la *Dolchinia*, son tube, après la séparation, mène une existence indépendante et complète: ce tube vit; ses éléments se multiplient; il se nourrit à l'aide de zooïdes et je ne doute pas qu'il ne s'accroisse. De quelle utilité lui serait alors la forme agame, surtout si elle s'est délestée de ses intestins et de ses branchies? Absolument d'aucune. Ce qui tendrait à prouver, que la queue se détache de la forme agame d'une façon normale et non abnorme, pour vivre d'une existence propre; ainsi disparaît le motif qui nous amenait à supposer chez la forme agame des proportions considérables. Maintenant pourquoi la forme agame nous a-t-elle échappé jusqu'ici? Cette question est facile à résoudre: c'est qu'elle est très rare. Comme preuve, il suffit de citer le cas de la Dolchinie: pendant trois ou quatre jours elle s'est trouvée en grande quantité dans le Golfe de Naples. Chaque tronçon portait des centaines de zooïdes, et chaque zooïde possédait plusieurs dizaines d'individus sexués. Après cette courte période d'apparition, non seulement les tronçons de tube, mais même les zooïdes détachés, qu'on pouvait compter peut-être par millions, disparurent complétement. Dans tout le mois qui suivit, il me fut impossible de rencontrer dans la pêche pélagique une seule de mes *Dolchinia*, tandis que le *Doliolum Mülleri* et le *D. Ehrenbergii* y pullulaient. Il n'y a donc rien d'étonnant, puisque déjà les formes sexués, qui proviennent par milliers d'une forme agame, se rencontrent si rarement, à ce que la forme agame se rencontre plus rarement encore, et même qu'elle soit restée jusqu'à ce jour tout à fait introuvable.

Villefranche-sur-mer, Mai 1891.

Digitized by Google

Explication des Planches.

br branchies
brg bourgeon
br.p bourgeon primaire
br.s bourgeon secondaire
c cœur
c.ab cellules ambulantes qui sont dans l'intérieur du tube colonial
c.am cellules ambulantes qui sont à l'extérieur du tube colonial.
cl cloaque
c.t cellules de la tunique
en endoderme
end endostyle
ex exoderme
gn organes génitaux
gr germe
int intestin
m muscles
ms mésoderme
n système nerveux
ph pharynx
pr.cl prolongements du cloaque
ps pseudopodes
s.ph sac pharyngien

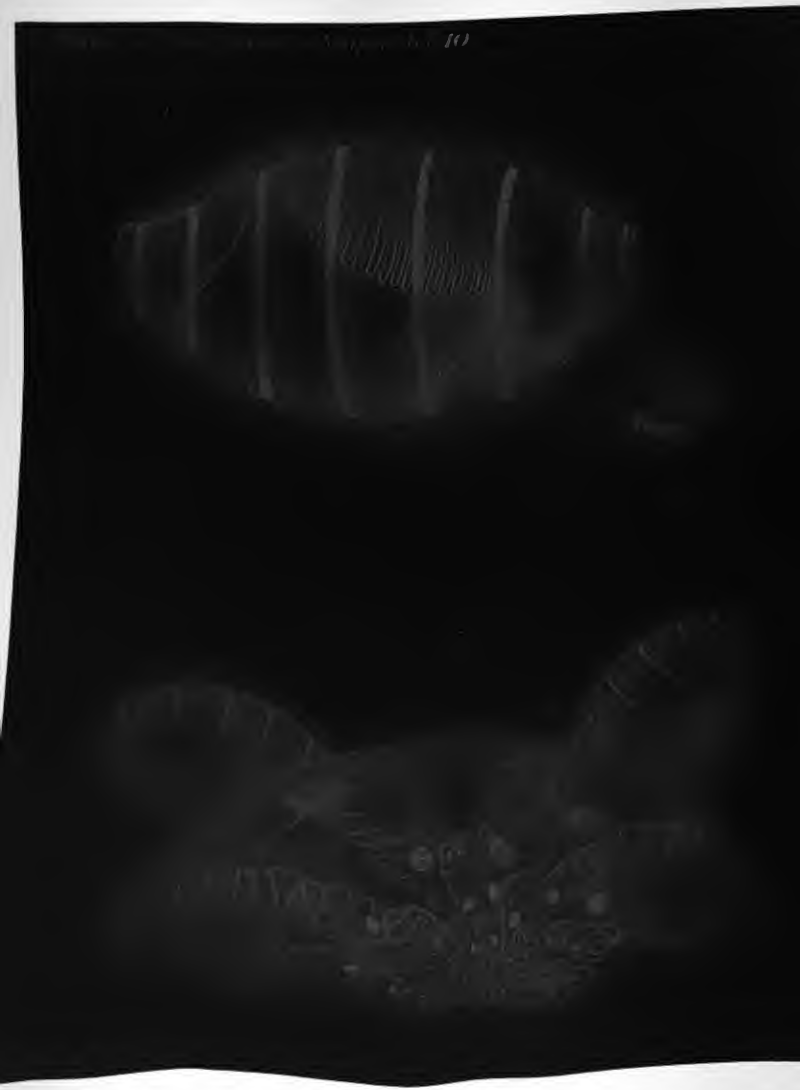
Planche 12.

Fig. 1. Vue totale de la *Dolchinia mirabilis*, détachée de la colonie. Gr. 20. *o* bouche, *a* anus.
- 2. Colonie de la *Dolchinia mirabilis*; les individus sont d'un âge différent. Gr. 2.
- 3. Pédoncule avec ses bourgeons. Gr. 50.
- 4. La tige gélatineuse de la colonie avec les individus adhérents. Gr. 15.
- 5. Bourgeon primaire produisant une quantité de bourgeons secondaires, donnant naissance à des individus sexués. Gr. 30.
- 6. Bourgeon grimpant le long de la tige gélatineuse, ayant un pied et donnant naissance à un autre petit bourgeon. Gr. 400.

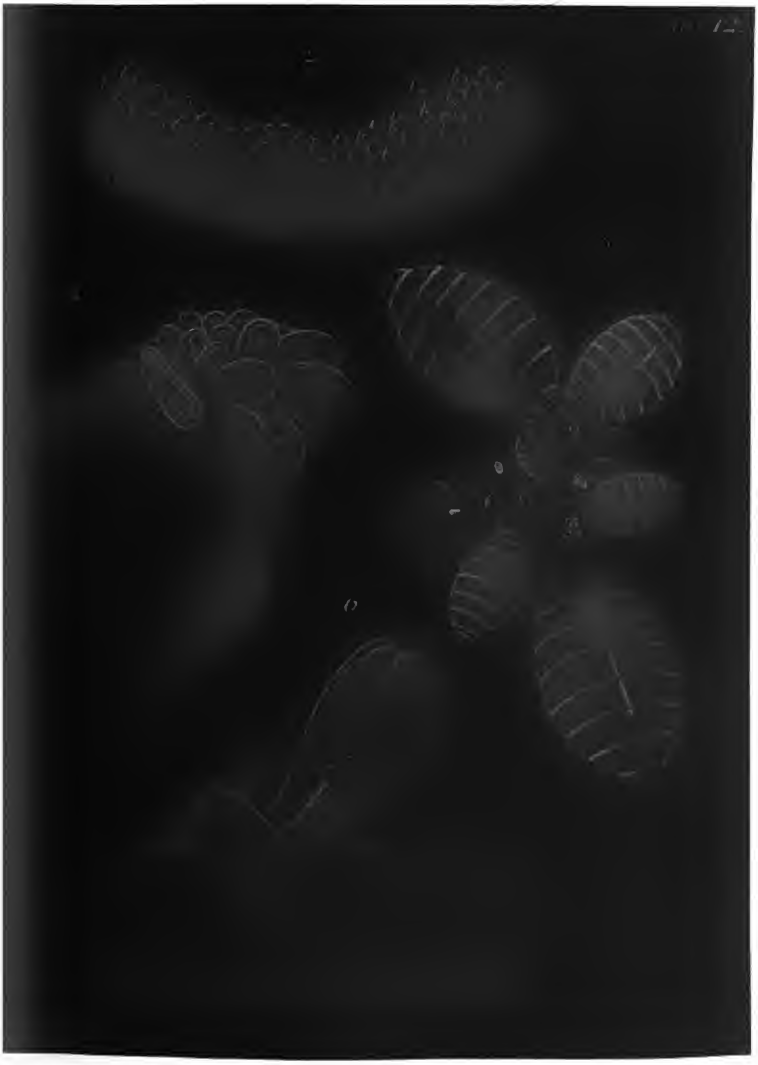
Planche 13.

Fig. 1. Un bourgeon, qui s'est planté sur le zooïde à l'aide d'un pseudopode. Gr. 250.
- 2. Un zooïde sexué encore fixé à la nourrice. Gr. 80.
- 3. Un bourgeon primaire en état de séparer de bourgeons secondaires. Gr. 400.
- 4. Épithélium du tube colonial, vu de la face intérieure. Gr. 400.
- 5. Bourgeon avec ses pseudopodes, grimpant le long du tube colonial; à côté une cellule ambulante. Gr. 400.
- 6. Un bourgeon primaire avec ses bourgeons secondaires (germes) qui y sont produits. Gr. 250.
- 7. Bourgeon du tube colonial, produisant des germes Gr. 400.
- 8. Bourgeon du tube colonial, pénétrant avec ses pseudopodes à travers la tunique pour se fixer au tube. G. 400.
- 9. Coupe longitudinale du bourgeon, pour démontrer la communication du pharynx avec les sacs pharyngiens. Gr. 250.
- 10. Coupe longitudinale du bourgeon, pour démontrer qu'au début les sacs pharyngiens ne sont que l'excroissance des parois. Gr. 250.

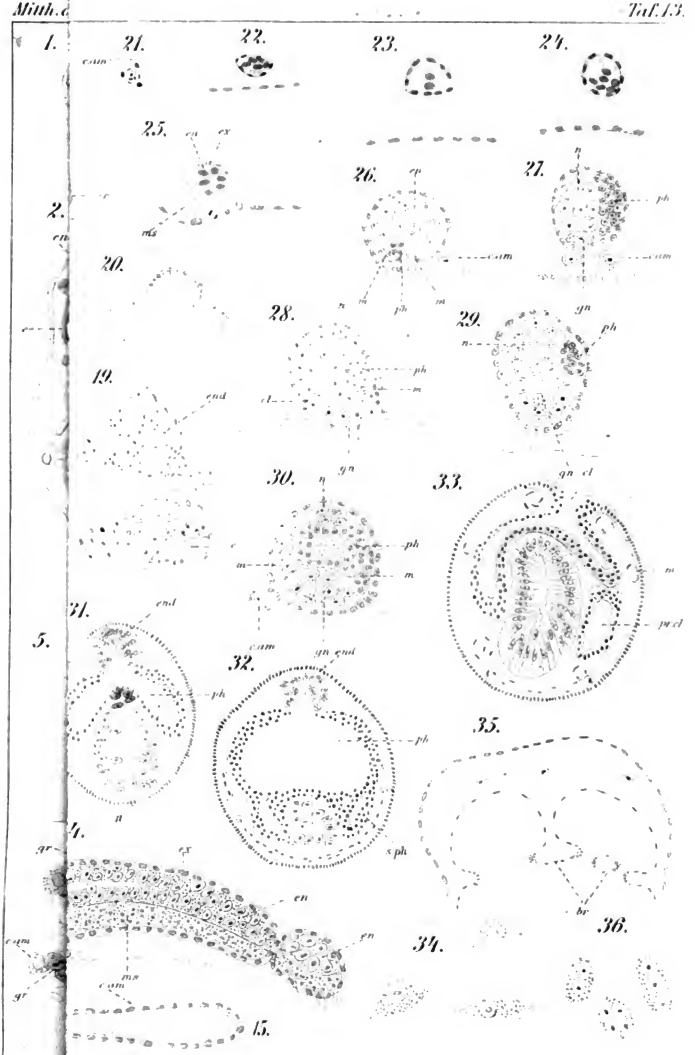
Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Fig. 11. Coupe longitudinale du bourgeon, pour démontrer que les sacs pharyngiens tombent dans le cloaque. Gr. 250.
- 12. Coupe longitudinale d'un stade beaucoup plus avancé, où l'on voit le bourgeon, qui vient de se fixer. Le sac pharyngien tombe dans le cloaque et avec le prolongement du cloaque produit les branchies. Gr. 250.
- 13. Bourgeon primaire qui s'est fixé sur le zooïde à l'aide de cellules ambulantes. Gr. 400.
- 14. Le même bourgeon, qui s'est accrû considérablement et qui sépare un bourgeon secondaire. Gr. 250.
- 15. Bourgeon primaire accompagné de cellules ambulantes. Gr. 250.
- 16. Bourgeon secondaire et à côté de lui des cellules ambulantes. Gr. 250.
- 17. Coupe oblique du bourgeon; d'un côté de la masse intestinale le cloaque et le pharynx. Gr. 250.
- 18. Formation du cœur. Gr. 250.
- 19. Le cœur déjà formé. Gr. 250.
- 20. Structure du cœur adulte. Gr. 250.
- 21. Germe (petit bourgeon) composé d'éléments infiniment petits. Gr. 250.
- 22, 23 et 24. Bourgeons plus développés. Gr. 250.
- 25. Bourgeon qui s'est fixé sur le tube colonial; on y distingue les trois masses embryogéniques. Gr. 250.
- 26. Bourgeon dont la couche inférieure de la masse interne s'est séparée en trois amas (pharynx et deux muscles). Gr. 250.
- 27. Les deux couches de la masse interne changent de disposition. Apparition des organes génitaux. Gr. 250.
- 28. Apparition du cloaque. Gr. 250.
- 29. On distingue: pharynx, système nerveux et cloaque. Gr. 250.
- 30. Coupe prise dans une direction perpendiculaire aux précédentes. Gr. 250.
- 31. Coupe transversale d'un bourgeon déjà assez développé; le pharynx a formé l'endostyle. Gr. 250.
- 32. Le même stade; le pharynx a produit les sacs pharyngiens. Gr. 250.
- 33. Le cloaque du bourgeon avec ses deux prolongements. Gr. 250.
- 34. Cellules tunicales. Gr. 400.
- 35. Les branchies d'une forme adulte, composées de deux parties attachées au milieu; la moitié droite est coupée obliquement, ce qui explique la présence de la portion *br*. Gr. 120.
- 36. Cellules endodermiques d'un bourgeon primaire en vive multiplication. Gr. 400.

Digitized by Google

Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Wirbellosen.

Neue Untersuchungen über das Nervensystem der Nemertinen.

Von

Otto Bürger
in Göttingen.

Mit Tafel 14 und 15.

In einer früheren, ausgedehnteren Arbeit[1] über das Nervensystem der Nemertinen habe ich behauptet, dass sämmtliche Ganglienzellen des Gehirns und der Seitenstämme unipolar sind und den einzigen Fortsatz in die Centralsubstanz entsenden. Ich habe mich damit gegen die oft vertretene Ansicht verwahrt, dass die Ganglienzellen unter einander mittels besonderer Fortsätze anastomosiren.

Die unipolare Ganglienzelle habe ich sehr vorsichtig definirt, indem ich ausführte, sie sei durch den Besitz eines einzigen Fortsatzpoles charakterisirt. Ich ließ es gleichgültig sein, ob von dem Fortsatzpol nur ein einziger Fortsatz — »wie es in der Regel der Fall ist« — oder mehrere in die Centralsubstanz abgehen. Ich darf heute erklären, dass die citirte Clausel das Product der äußersten Vorsicht war. Da ich niemals beobachtet hatte, dass eine Ganglienzelle zwei Fortsätze abgiebt, und ich mich an den sog. kolossalen Ganglienzellen oder Neurochordzellen — wie ich jene nach entsprechenden Zellen, die bei anderen Thierclassen im Centralnervensystem vorkommen, nennen durfte — bestimmt immer nur von der Existenz eines Fortsatzes überzeugt hatte, so würde ich schon da-

[1] Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen etc. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890. Nervensystem pag. 96—154 und 208—234.

Digitized by Google

mals nicht zu weit gegangen sein, wenn ich allen Ganglienzellen im Gehirn und in den Seitenstämmen der Nemertinen nur den Besitz eines einzigen Fortsatzes zugeschrieben hätte. Besonders darum nicht, weil ich diesen einzigen Fortsatz ganz scharf gefasst hatte Ich sagte: »Der Fortsatz, welcher der Ganglienzelle entspringt und dieser entsprechend stark ist, muss aus ihr heraustreten, von Säulen des Paramitoms gebildet sein.« Unter Paramitom verstand ich ein hyalines kaum färbbares Protoplasma, das die Hauptmasse der Zell- und der Fortsatzsubstanz ausmacht, im Gegensatz zu einer Rindenschicht von Zelle und Fortsatz, die in beiden ein Gerüst bildet — dem Mitom, das körnig ist und sich mit den üblichen Farbstoffen tingirt. Von Hyalo- und Spongioplasma würden LEYDIG,[1] NANSEN[2] und ihre Anhänger anstatt von Paramitom und Mitom reden — doch das sei nur im Interesse des allgemeinen Verständnisses hinzugefügt.

Es war nothwendig, dass ich seiner Zeit auf den Bau des einzigen Ganglienzellfortsatzes einging, denn ich musste auch feine Fasern beschreiben, die sich von der Rindenschicht der nackten Ganglienzelle abspalten und in eine haubenartige Bindegewebshülle hineindringen. Diese Fäserchen, wie man sie im Vergleich zu dem dicken Fortsatz nennen muss, wenden sich nie in die Centralsubstanz und verbinden sich nie mit denen benachbarter Zellen oder diesen selbst.

Doch nicht allein vom morphologischen Standpunkte aus habe ich nur äußerlich die Ganglienzelle des Centralnervensystems der Nemertinen betrachtet und charakterisirt, sondern auch ihre physiologische Deutung gestreift, indem ich die unipolare Ganglienzelle als das »selbständige, kernführende, kolbige Endgebilde der Nervenfibrille« hinstellte, »fertig in sich, ein Organ für sich, wenn man will«. Ich fasste sie im Sinne KLEINENBERG's[3] als automatische Ganglienzelle auf und setzte ihr die bi- und multipolare als reflectorische gegenüber.

Betreffs der Ganglienzellfortsätze und der Fibrillen der Centralsubstanz hatte ich die Ansicht gewonnen, dass jeder der Ganglienzellfortsätze in eine einzige Fibrille der Centralsubstanz übergeht und die Fibrille als Faden in dieser

---

[1] Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

[2] The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. in: Bergens Mus. Aarsberetn. [f. 1886] 1887. pag. 27—214.

[3] Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* etc. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd. pag. 1—227. Nervensystem pag. 52.

Digitized by Google

sich fortsetzt, mag sie Seitenfäserchen, also ungleichwerthige Verästelungen, besitzen oder nicht.

Es geht schließlich aus meiner Darstellung hervor, dass die Zweige des Seitenstammes (die »Spinalnerven«) durch die Fibrillen des Wurzelbündels in directer Verbindung mit den Ganglienzellen sich befinden. Das »Wurzelbündel« nannte ich einen besonderen Längsfibrillenstrang in der Centralsubstanz des Seitenstammes, von dem allein seine Zweige (die »Spinalnerven«) entspringen.

Trotzdem ich hoffe, dass diese längere Darlegung, in der ich einige Punkte im Auszug aus einem eigenen Artikel brachte, durch die nachfolgenden Seiten gerechtfertigt wird, bitte ich den Leser um Entschuldigung.

Während sich jene Arbeit bereits im Druck befand, erschienen Haller's[1] »Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer«, in welchen auch die Nemertinen kurz berücksichtigt werden[2].

Es wird von diesem Autor behauptet, dass die Ganglienzellen im Centralnervensystem multipolar sind (»wo die Ganglienzellen lockerer liegen, diese im höchsten Grade multipolar sind«). Gesperrt gedruckt folgt: »Die verschiedenen großen Ganglienzellen waren sämmtlich multipolar.« Dann: »Die Fortsätze der Ganglienzellen verbanden sich entweder sofort mit solchen ihrer Nachbarn oder sie verästelten sich in ein gröberes Nervennetz, das zwischen den Ganglienzellen lagerte.« Sehen wir uns eine Figur an, z. B. Taf. 18 Fig. 28, in welcher theilweise ein Schnitt aus dem äußeren Rande der Lateralstränge (Seitenstämme) von *Cerebratulus crassus* abgebildet wurde, so erblicken wir unter einer Nervenhülle die Ganglienzellschicht, dann

[1] In: Arb. Z. Inst. Wien 8. Bd. 1889. pag. 175—312.

[2] Im Text giebt Haller an, er habe einen nicht weiter bestimmten *Cerebratulus* untersucht. In der Tafelerklärung ist zu den drei Abbildungen dagegen »*Cerebratulus crassus* (*Meckelia somatostomus* F. S.)« hinzugefügt. Ich habe nach dem Autor »F. S.« gesucht, bis ich entdeckte, dass Haller davon Abstand genommen hatte, zu den Anfangsbuchstaben der Vornamen »F. S.« den wohl nicht minder wichtigen Zunamen Leuckart hinzuzusetzen. Nämlich F. S. Leuckart stellte das Genus *Meckelia* mit der Art *somatotomus* (und nicht *somatostomus*) (1827) 1828 auf. Diese Species wird aber von den heutigen Systematikern (Hubrecht, Genera of European Nemerteans etc. und Joubin, Recherches sur les Turbellariés des côtes de France etc.) als Synonym von *Cerebratulus marginatus* (Renier) aufgeführt und diente mir zum Ausgang aller meiner früheren und jetzigen Untersuchungen des Centralnervensystems der Nemertinen.

Digitized by Google

die Schicht des weiten Nervennetzes und schließlich die Schicht des engen Nervennetzes. »Dieses weitmaschige Nervennetz,« heißt es im Texte, »ging auf einmal in ein äußerst zartes Netz über, welches die ganze innere Faserschicht ausfüllte, und welcher nur longitudinale gröbere Nervenfaserzüge, nie aber Ganglienzellen eingestreut waren.« Ich war seiner Zeit sehr überrascht, als ich das sah, überraschter aber darüber, dass man solche Bilder sehen konnte.

Vergeblich suchte ich in den Bildern HALLER's nach einer Scheidehülle zwischen Ganglienzellbelag und Centralsubstanz, vergebens nach dem dicken Mantel von Bindegewebszellen um die Ganglienzellen herum und nach jenem dichten Kernlager, das die Centralsubstanz (das enge Nervennetz HALLER's) immer außer der besonderen Haut umgiebt. Dagegen sah ich die Ganglienzellen mittels dicker Fortsätze sich wie durch Brücken verbinden und so mit einander verwachsen, und selbst die Fortsätze der Zellen, welche dieser allgemeinen Verschmelzung der Ganglienzellen sich entwanden, bildeten alsbald ein Netz, das dichter und dichter wurde.

Dem ist nicht so. Die Beobachtungen sind ganz ungenau. Sonst hätten HALLER die vermissten Elemente nicht entgehen dürfen. Zwar wird daran vor allen Dingen die schlechte Conservirung Schuld sein, wenigstens stelle ich mir so etwa einen Schnitt durch den Seitenstamm eines arg misshandelten *Cerebratulus* vor.

Der Autor widerspricht HUBRECHT, welcher sich übrigens schon vor Jahr und Tag viel richtiger über die Textur des Centralnervensystems der Nemertinen informirt hatte, als es heute irgend Jemand mit Hilfe von HALLER's Ausführungen gelingen könnte. Jener hat das Hüllgewebe der Ganglienzellen gesehen und die Scheide zwischen ihnen und dem Faserkern bei vielen Nemertinen erkannt und oft mehr gezeichnet als beschrieben, so im Challenger Report, wo die betreffenden Querschnittsbilder einen Begriff vom Bau z. B. des Seitenstammes zu geben vermögen, mit seinen beiden bindegewebigen Häuten, dem Bindegewebspolster der Ganglienzellen, dem Kernlager innerhalb des inneren Neurilemma um die Centralsubstanz herum[1]. Auch DEWOLETZKY[2], dem es doch gewiss nicht auf die Ergründung

[1] HUBRECHT, Report on the Nemertea collected by H. M. S. Challenger etc. in: Report Challenger. Vol. 19. 1887. — The peripheral nervous system etc. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 20. 1880. — Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. in: Verh. Akad. Amsterdam 20. Deel. 1880.

[2] DEWOLETZKY, Das Seitenorgan der Nemertinen. in: Arb. Z. Inst. Wien 7. Bd. 1887. pag. 233—280.

Digitized by Google

der Textur des Centralnervensystems ankam, hat (Taf. 12 Fig. 2) eine Scheide zwischen dem Ganglienbeleg und der Centralsubstanz im Seitenorgan von *C. fasciolatus* eingezeichnet.

Doch dies sei genügend, um die Untersuchungen HALLER's in das rechte Licht zu setzen.

Nicht um die Ansichten und Befunde dieses Autors zu widerlegen, stellte ich die Experimente an, deren Resultate dieser kleine Aufsatz bringt, sondern lediglich, um mein eigenes Opus in Punkten zu verbessern, die mir die Schnittmethode recht unzulänglich aufgeschlossen hatte. Daher beabsichtigte ich, mich auch weniger mit dem Centralnervensystem zu befassen, als vielmehr, Untersuchungen über das periphere Nervensystem anzustellen, das ich ehedem, wie gesagt, aus Mangel an Erfolg nur skizziren konnte. Ich gedachte mit Hilfe der Maceration vorzudringen, sobald sich mir Gelegenheit bieten würde, frisches Material reichlich zu bekommen. Das war mir in der Station zu Neapel vergönnt. Hier an der besten Quelle des mich interessirenden Materials nahm ich die Nervenstudien wieder auf und begann zu maceriren. Das brachte mich indessen kaum vorwärts, und ich versuchte die EHRLICH'sche Injectionsmethode mit Methylenblau. Ein Sporn waren mir die herrlichen Untersuchungen von RETZIUS[1] hauptsächlich am Bauchmark und peripheren Nervensystem von *Astacus fluviatilis* und *Palaemon squilla*. Durch diese Methode hoffte ich nun aber auch die Beziehungen der nervösen Elemente unter sich und zu den anderen Körpergeweben eben so wie ihren Bau und ihre Anordnung in klareren Bildern zu bekommen, als sie je die Combination endloser Schnittserien ergeben könnten.

Zur Injection wurden 100 g einer $^1/_2$ %igen Kochsalzlösung mit 0.5 g Methylenblau versetzt, oder einfach eine $^1/_2$ %ige Methylenblaulösung in Aqu. dest. angewandt. In Seewasser löst sich Methylenblau nur sehr unvollkommen; ich hatte mit dieser Farbstofflösung keinen Erfolg.

Zumeist injicirte ich die hier sehr häufigen *Cerebratulus marginatus* (Renier), *Eupolia delineata* (Delle Chiaje) und *curta* (Hubr.), ferner *Nemertes gracilis* (Johnston), die häufigen *Drepanophorus*- und mehrere *Amphiporus*-Arten, schließlich auch verschiedene Carinellideu.

Es lässt sich in Darm und Rhynchocoelom injiciren. Und die erprobte Regel ist: je mehr und je öfter, um so besser. Eine Injection genügt selten auch nur für eine schwache Färbung.

[1] Biologische Untersuchungen. Stockholm 1890.

Digitized by Google

Die Färbung tritt bei den Nemertinen während des Lebens ein. Ich betone dies, weil ich gehört habe, bei anderen Thieren (Mollusken) sei dieselbe eine entschieden postmortale Erscheinung, trotzdem aber sehr brauchbar. Bei den Nemertinen ist nach meinen Erfahrungen die Färbung dagegen nur dann eine brauchbare, den Erwartungen entsprechende zu nennen, so lange der Thierkörper oder Stücke desselben noch Leben zeigen, z. B. die Wimperung der Haut, des Darmepithels, des Excretionsgefäßes etc. anhält, oder der Muskelschlauch noch thätig ist. Dann aber ist sie die vollkommenste, wenn die Lebenserscheinungen, namentlich die Thätigkeit des Muskelschlauchs auf ein äußerstes Minimum herabgesunken sind, also auf der Grenze des Absterbens der Gewebe. Ist diese überschritten, so wird die Färbung diffus. Das einzelne nervöse Element, die Fibrille oder die Zelle, hebt sich nicht mehr klar aus der Gesammtheit heraus, und das ist es doch, was in erster Linie erstrebt wird. Schließlich wird eine Bläuung beinahe aller anderen Gewebe eintreten.

Recht wesentlich waren auch für mich die Rathschläge, welche Retzius zur Injectionsmethode giebt.

Die Nemertinen vor der Behandlung nur feucht zu halten, ist schon desshalb gut, weil sie dann erschlaffen und den nothwendigen Manipulationen weniger ausweichen oder sie völlig vereiteln, indem sie unter enormen Schleimabsonderungen und heftigen Contractionen sich so zu sagen in ihre Atome auflösen, wie Zunder zerbrechen, ehe die Spritze noch fest einsetzte. Geschlechtsreife Individuen sind überhaupt zu vermeiden.

Auch nach der Injection habe ich die Thiere nur feucht gehalten, ja selbst so trocken wie möglich. Sie können viel vertragen und vor dem Vertrocknen schützt sie der wie zu einem Cocon abgesonderte Schleim. Sodann calculirte ich, dass die Farbflüssigkeit auch eher und energisch von innen nach außen durch die Gewebe diffundirt, eben in Folge der wenig gehemmten Verdunstung von der Körperoberfläche.

Man muss bedenken, dass die Flüssigkeit recht dicke Gewebsschichten zu durchdringen hat, um bis zu den Seitenstämmen zu gelangen, zumal bei den unbewaffneten Nemertinen, wo diese mitsammt der peripheren Nervenschicht in den Hautmuskelschlauch eingebettet sind. Bei den Enopla ist nur das Darmepithel und das Parenchym bis zu demselben zu durchtränken. Auf die Tinction der Seitenstämme kam es mir aber vor Allem an, nachdem meine Gehirnfärbungen immer recht mangelhaft ausgefallen waren.

Digitized by Google

Imbibitionsversuche führten nie zu nennenswerthen Resultaten. Merkwürdigerweise verbesserte sich die Färbung nur in geringem Maße nachträglich, wenn ich den Körper zerlegte und die Gewebe, so die Seitenstämme, direct der Luft (dem Sauerstoff) aussetzte. Leider trat sie niemals überhaupt erst nachträglich ein, d. h. war nichts im Körper selbst gefärbt, so färbte sich auch nach langem Liegenlassen weder in den Stücken das Geringste, noch auch färbten sich nachträglich die im geöffneten Körper bloßgelegten Seitenstämme. Diese Experimente haben mich längere Zeit irre geführt; erst später erkannte ich, dass nur dadurch, dass möglichst große Mengen der Farbflüssigkeit in den Körper gepresst wurden — ein solch starkes Quantum, dass derselbe sich aufblähte — und durch die rücksichtslos trockene Aufbewahrung des Objectes nach der Injection die gewünschte Färbung erzielt wurde.

Die Färbung tritt an vielen Punkten im injicirten Object gleichzeitig ein: gefärbte Elemente tauchen überall auf, aber noch zerstreut; erst mit der Zeit wird die Färbung vollständiger, indem die blauen Elemente dichter und dichter erscheinen. Die Zeit bis zur relativen Vollkommenheit hängt vom Object ab. Sechs bis acht Stunden habe ich nach der letzten Injection meist bis zur Untersuchung gewartet, bei *Cerebratulus marginatus*, von dem ich Exemplare von 20 cm Länge injicirte, 12 bis 18 Stunden. An einem solchen Injectionspräparate begann ich dann mit der Untersuchung an einem Ende, indem ich ein Stück nach dem anderen unter das Mikroskop brachte.

Allein der Erfolg kam erst nach Wochen. Und so fasste ich den Gedanken, nur ein Organ der Nemertinen, das durch seine große Lebenszähigkeit noch nach seiner Trennung vom Körper bekannt und berüchtigt ist wie der Polypenarm, mit Methylenblau zu injiciren. Ich hatte den Rüssel ins Auge gefasst.

Kam es mir einerseits darauf an, im Interesse einer späteren Arbeit das Nervensystem dieses Organs möglichst genau festzustellen, so hoffte ich doch andererseits augenblicklich mehr darauf, auch über Fragen allgemeiner Natur Aufschluss zu erhalten, über die Art der Ganglienzellen, die Innervirung von Muskulatur und Epithel etc.

Die Versuche schlugen ein; nicht nur, dass der Rüssel der Nemertinen, sofern er nicht zu winzig ist, nach Wunsch auf die Injection reagirt und eine treffliche Färbung der nervösen Elemente insgesammt und im Einzelnen erzielt wird — auch das Studium dieser selbst bot so viel Mannigfaltiges, dass ich jetzt nicht mehr befürchte, das Interesse für das Speciellste des Speciellen in Anspruch nehmen zu müssen.

Digitized by Google

Der Methylenblaufärbung wurde von Denen, welche sich ihrer bedienten, außer den reichlich gespendeten Lobeserhebungen doch auch ein Klagelied gesungen, in das ich leider gleichfalls einstimmen muss. Da ist ihre Unzuverlässigkeit hervorzuheben: die Nerven färben sich vorzüglich, von den Ganglienzellen keine einzige, oder es tritt (nicht minder unerklärlich) der völlig entgegengesetzte Fall mit derselben Ausschließlichkeit ein. Auch als specifisches Nervenfärbemittel kann das Methylenblau nicht gelten. Ich konnte ja nicht z. B. die Seitenstämme so zu sagen direkt injiciren, wie es bei dem freier liegenden Bauchmark der Articulaten eher möglich ist — und da erhielt ich denn im Laufe der Untersuchungen schöne Epithelfärbungen vom Darm und von der Haut, Muskeln tingirten sich, ja ganze Organe wie das Nephridium. Das nahm ich freilich gelegentlich gern mit in den Kauf, da ich ja nicht lediglich Nerven und Ganglienzellen verfolge.

Die Vergänglichkeit der Färbung ist auch bei unseren Objecten eine ziemlich rasche, obwohl ich glaube, dass sich die Tinction länger hält als es RETZIUS von seinen Injectionspräparaten angiebt. Das hat aber sicher seinen Grund in der langen Lebensdauer des Nemertinengewebes. Diese Eigenschaft erleichtert die Untersuchungen ungemein und gleicht manche Widrigkeiten aus, welche die Behandlung dieser zähen Würmer mit sich bringt.

So habe ich Objecte, die ich Abends zu untersuchen begonnen hatte, in die feuchte Kammer zurückgestellt und am nächsten Morgen noch wohl erhalten und brauchbar gefärbt fortstudiren können. Das war aber im Winter.

Die Färbung verblasst am schnellsten unter dem Deckglase, wohl aus Mangel an Luftzufuhr in Folge des noch in den Geweben anhaltenden Stoffwechsels. Sie tritt selbst da, wo sie völlig geschwunden ist, wieder ein, wenn das Deckglas gelüftet wird. Das versäumte ich darum nicht, von Zeit zu Zeit zu besorgen. Kommt man ohne Deckglas aus, so ist es für das gefärbte Object das beste.

Feinheiten, wie Muskelinnervirungen, die Nervenversorgung des Epithels etc. gehen übrigens am ersten verloren und zwar unwiederbringlich — so ist es gut, von der Peripherie zum Centrum hin zu untersuchen; man schlägt auf diese Weise auch eine kritische Untersuchungsmethode ein, indem man die peripheren nervösen Elemente zum Nervencentrum hin verfolgt und ihren Zusammenhang mit diesem feststellt und sie erst damit als wirklich nervös in Anspruch zu nehmen berechtigt ist.

Digitized by Google

Zur Fixirung benutzte ich das bekannte pikrinsaure Ammoniak in verdünnter Lösung. Die in Glycerin aufbewahrten Präparate halten sich zwar längere Zeit, aber die feinsten und am ehesten vergänglichen Dinge conserviren sie nicht; ich habe sie auch nur angefertigt, um die Kerne sichtbar zu machen, die in den blau gefärbten Zellen meist nicht zu erkennen sind.

Wie Retzius habe ich vielfach mit Glycerin + eine Spur pikrinsaures Ammoniak aufgehellt; gewiss, es ist oft auch gerade bei meinen dicken, wenig durchsichtigen Objecten unumgänglich nothwendig, aber die Färbung verschwand dann in der That während des Zeichnens.

Die Untersuchung concentrirte sich auf das periphere Nervensystem, wenn man zu demselben dasjenige eines Organs, z. B. des Rüssels, rechnen will. Dieses wird daher in der folgenden Darstellung vorangestellt werden.

Die Resultate, welche die Untersuchung des Centralnervensystems ergab und die einzig an den Seitenstämmen gewonnen wurden, bilden eine Ergänzung meiner früheren Darstellung, die damit aber noch unvollkommen genug bleibt.

Das Nervensystem des Rüssels.

Der Rüssel der bewaffneten Nemertinen

setzt sich bekanntlich aus zwei gleich langen Röhren, die aber einen sehr verschiedenen Durchmesser besitzen, zusammen. Das vordere weite Rohr, welches im Kopfe angeheftet ist, vermag das hintere vollständig in sich aufzunehmen und diesem noch Raum genug zu bieten, dass es sich beliebig schlängeln kann. In der Rüsselmitte, gerade zwischen dem weiten und dem engen Abschnitt, befindet sich der Waffenapparat, welcher mit verschiedenartigen Stiletten und einer Menge von Drüsenzellbündeln ausgestattet ist. Da der Waffenapparat nicht bei allen Formen der Enopla gleich gebaut ist, so gebe ich hier nur eine Orientirung desselben von *Amphiporus*, welche wohl noch durch Taf. 14 Fig 1 unterstützt wird. In dieser ist die Stilettregion von *A. marmoratus* dargestellt, dessen Rüssel in erster Linie das Object meiner Untersuchungen bildete.

Es charakterisirt die Stilettregion des *Amphiporus*-Rüssels (wie überhaupt der meisten anderen bewaffneten Rüssel) eine zwiebelförmige Blase, die mit einer sehr dicken Muskelschicht bekleidet ist. Sie communicirt durch einen engen kurzen Ductus mit dem hinteren

Digitized by Google

Rüsselrohr und steht mittels eines längeren Canals auch mit dem vorderen in Verbindung. Dieser Canal durchbohrt einen sonst soliden Gewebswulst, welcher sich kuppelartig in dem vorderen Rüsselcylinder vorwölbt, in dessen hinteres Ende er gewissermaßen wie ein Pfropf hineingeschoben ist, dasselbe verschließend. In den Gewebswulst ist das Hauptstilett mit seiner Basis, an die rings Muskelfasern sich heften, eingesenkt. Wird der Rüssel ausgeworfen und der Stilettapparat vorgestoßen, so tritt auch die Kuppe des Wulstes frei zu Tage.

An diese Skizze vom Bau des bewaffneten Rüssels schließe ich eine solche von der Schichtenfolge in der Rüsselwand an.

Als innere epitheliale Schicht bezeichne ich das Lager der Papillen oder Zotten, als äußere das Plattenepithel[1]. Zwischen ihnen ist der Muskelschlauch eingeschlossen, bestehend aus einer äußeren Ringmuskelschicht (unter dem Papillenlager), einer Längs- und einer inneren Ringmuskelschicht (unter dem Plattenepithel).

Nunmehr werde ich nach den vorangeschickten Bemerkungen ein Bild von der Nervatur des Rüssels geben können, ohne in Versuchung zu kommen, die leicht störenden Auseinandersetzungen der Anatomie dieses Organs auf Schritt und Tritt einzuflechten.

Die Innervirung des Rüssels der bewaffneten Nemertinen erfolgt, wie bereits v. Kennel[2] und Hubrecht[3] festgestellt haben, vom Gehirn aus durch eine größere Anzahl von Nerven. Die Zahl der Nerven ist für jede Art eine bestimmte. Ich hatte Gelegenheit, darauf schon früher[4] hinzuweisen. Jetzt konnte ich dasselbe wiederum constatiren und hinzu lernen, dass die Nervenzahl bei den Arten einer Gattung wechselt, dass es aber vorkommt, dass zwei Species verschiedener Gattungen dieselbe Anzahl von Rüsselnerven charakterisirt. Z. B. ein *Amphiporus* und *Drepanophorus* (beide nov. sp.) besitzen jede 14 Nerven im Rüssel. Es seien als andere Beispiele angeführt *A. marmoratus* mit 16, *A. pulcher* mit 10, *D. serraticollis* mit 20 und *D. rubrostriatus* mit 24 Rüsselnerven.

---

[1] Am ausgestülpten Rüssel ist zwar im vorderen Cylinder das innere Epithel das äußere, aber man könnte, wenn auch dies, doch nicht dieselbe Schicht im hinteren Cylinder als äußere bezeichnen. So ziehe ich die Consequenz vor.

[2] Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 4. Bd. 1877.

[3] Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. in: Verh. Akad. Amsterdam 20. Deel. 1880.

[4] Op. cit. pag. 206.

Digitized by Google

Es war mir indess früher nur gelungen, Nerven im vorderen Rüsselrohr nachzuweisen. In die hintere Rüsselhälfte, auch in die zwiebelförmige Blase hinein, hatte ich sie auf Schnitten, an denen ich damals studirte, nicht mehr verfolgen können. Die neue Färbmethode verschaffte mir vollständige Bilder.

Wie ich andeutete, habe ich meine Hauptstudien an Rüsseln von *A. marmoratus* gemacht. Diese Art stand mir in zahlreichen Exemplaren zu Gebote und ist ihren Verwandten besonders ihrer beträchtlichen Größe wegen vorzuziehen. Da nun der Rüssel eine entsprechende Größe besitzt, lässt sich besser mit ihm experimentiren, und außerdem ist er auch widerstandsfähiger, besonders auch in seinen Geweben, die sich länger, ohne in Maceration überzugehen, erhalten, als in irgend einem anderen mir zu Gebote stehenden *Amphiporus*-Rüssel. Manches, was mir im Bau des Rüsselnervensystems überhaupt von besonderem Interesse erschien, fand ich in dem dieser Art aber auch marquirter.

Im injicirten Rüssel von *A. marmoratus* erscheinen die Nerven als hellblau gefärbte Stränge, oder besser Bänder, die in der gesammten Länge des Rüssels deutlich sind. Im vorderen Cylinder vor Allem treten sie prächtig hervor und heben sich klar aus dem anderen durchsichtigen ungefärbten Gewebe der Rüsselwand heraus. Noch schöner erscheint der Nervenkranz, wenn man das Objekt auf weißem Grunde betrachtet. Die Anordnung der 16 Nerven zum Kranze ist sehr regelmäßig: es verlaufen die Nerven in gleichen Abständen vertheilt mit einander parallel. Auch in der Stilettregion verändern sie wesentlich erst hinter dem Waffenapparat ihren Lauf, indem sie sich einwärts biegen, um sich in der Wand der zwiebelförmigen Blase fortzusetzen. Sie verlaufen völlig an der Innenseite derselben, da in der Blasenwand die innere Schicht der Längs- und Ringmuskulatur fast völlig fehlt, dagegen die äußeren Muskelschichten einen dickeren Mantel bilden als sonst wo im Rüssel. Nach hinten zu zwängen sich die Nerven gleichsam durch das enge Rohr, mittels dessen die Blase mit dem hinteren Rüsselcylinder in Verbindung steht, um sich auch in ihm fortzusetzen bis in die verjüngte Endspitze hinein, an welche der Retractor sich anheftet.

Im vorderen Rüsselcylinder sehen wir breite Nervenbänder, aber hinter den Stiletten, in der zwiebelförmigen Blase nur schmale Stränge, die im hinteren Rüsselcylinder noch dünner werden. In den Rüsseln kleinerer *Amphiporus*-Arten stellen die Nerven im hinteren Cylinder feine blaue Linien dar, sie sehen aus, als ob sie mit

Digitized by Google

dem Stift eingezeichnet wären, so fein, dass es mich nicht wundern kann, wenn ich sie auf Schnitten in solch kleinen Rüsseln vergeblich gesucht hatte.

Das vom Stammsystem der Rüsselnerven gegebene Bild bedarf noch einer Ergänzung für die Stilettregion, in der sich der sonst so einfache Nervenapparat ein wenig komplicirt hat.

Die Nerven durchsetzen in der Stilettregion den Gewebswulst, in den das Hauptstilett eingebettet ist. Sie verlaufen in ihm peripher; zwar sind die Taschen der Nebenstilette nicht in das Gitter, das sie bilden, eingeschlossen, aber dem Hauptstilett und seinem muskulösen Basalapparate haben sie sich nicht genähert. Im Gewebswulste erfährt jeder Nerv eine namhafte Anschwellung. Zwischen jedem Paar der Anschwellungen besteht je eine Verbindung, so dass ein Ring die Nerven mit einander verknüpft. Wir können diese Verbindung der 16 Nerven, welche einen weiten Ring um die Stilettbasis beschreibt, den vorderen Nervenring im Rüssel nennen, da wir ihm einen anderen, einen hinteren Nervenring, gegenüber zu stellen haben, welcher die Nerven weiter hinten beim Eintritt in die zwiebelförmige Blase mit einander in Connex setzt.

Es war mir früher gelungen, für *Prosadenoporus arenarius* einen Nervendoppelring vor der Blase nachzuweisen.

Beim ersten Anblick der gefärbten Rüsselnerven fällt noch eins auf. In jedem Nerven hat sich in seiner ganzen Länge ein sehr dünner Strang viel intensiver tingirt als die übrige Substanz des breiten Nervenbandes; derselbe tritt überall scharf aus ihr heraus, fast schwarzblau.

Um diese Erscheinung zu deuten, ist es nöthig, vorerst die Nerven zu verlassen und zu einem anderen Factor des Rüsselnervensystems, den Ganglienzellen überzugehen, die so überaus reichlich vorhanden sind und deren Studium viel Interessantes bietet.

Dass der Rüssel Ganglienzellen besitzt, habe ich bereits angeben können[1]. Ich beschrieb je eine Ganglienzellsäule zwischem jedem Nervenpaar und konnte hinzufügen, dass bei *A. pulcher* von der Säule, in der freilich nur die Kerne, nicht auch die Zellleiber hervortreten, Faserzüge nach beiden Seiten zu den Nerven abgehen, in diese eindringen und in ihrer Achse sich umbiegen, nach vorwärts oder rückwärts ziehend.

---

[1] Op. cit. pag. 206.

Digitized by Google

Am frischen mit Methylenblau gefärbten Rüssel, den man am besten in ruhendem Zustande betrachtet (die Papillen müssen nach innen gekehrt sein, wie sie es während seiner Lage im Rhynchocoelom sind, da sie sonst sehr verdecken), fallen schon bei sehr schwacher Vergrößerung tiefblau tingirte, äußerst feine Fäden auf, die straff zwischen den Nerven ausgespannt sind, das Bild einer engmaschigen Strickleiter vorführend, da sie wohl in nahen Zwischenräumen ausgespannt, aber nicht dicht an dicht gedrängt sind (Taf. 14 Fig. 5). Desshalb ist das Bild auch so einzig klar: die Enden jeder Fibrille lassen sich ohne Mühe verfolgen bis an und in die zugehörigen beiden Nerven hinein. Die Fibrille zeigt gerade in der Mitte zwischen den beiden Nerven eine spindelige Anschwellung.

Viel mehr ist am frischen Präparat kaum zu sehen, und beim ersten Anblick glaubte ich bipolare Zellen vor mir zu haben, freilich merkwürdige Gebilde, da die Anschwellung durchaus nicht wie im Ganglienzellkörper aussah, sondern viel eher an eine Pigmentzelle erinnerte, da sie der scharfen Contourirung entbehrte und sie unregelmäßige, kurzlappige, gleichfalls blau gefärbte Fetzen umhingen.

Doch sobald das Präparat zu verblassen beginnt, rundet sich der Körper ab, die Fetzen verschwinden und schließlich beginnen in der glatten, elliptischen Anschwellung zwei kuglige Kerne nebst ihrem Kernkörperchen deutlich zu werden.

Wir haben eben in jeder Anschwellung ein Paar von Ganglienzellen, deren jede einen Fortsatz nach einem der Nerven entsendet, vor uns. Jede Zelle besitzt eine regelmäßig birnförmige Gestalt, der einzige Fortsatz zieht in der Längsachse der Zelle vom zugespitzten Pol in directester Richtung zum Nerven fort.

Es sind unipolare Zellen, die in der Regel gepaart geradezu typisch für den Rüssel der von mir untersuchten Nemertinen, vor Allem der Enopla sind. Ich will sie fortan als die paarigen Ganglienzellen bezeichnen (Fig. 6 und 7).

Um die Anschwellungen, die wir durch die paarigen Zellen gebildet fanden, zu ergründen, ist es vortheilhaft, anstatt mit der Zeit zu manipuliren, indem man auf das öfters langwierige Verblassen wartet, das Object mittels pikrinsauren Ammoniaks zu fixiren, da dann sowohl die Zellen selbst als auch ihre Kerne deutlich hervortreten; letztere nachzuweisen, wird man sich am frischen Präparat meist vergeblich bemühen, da die Zellen sich zu stark färben.

Die paarigen Zellen decken sich öfters völlig; meist aber sind sie mit ihren verdickten Enden an einander gepresst. Hieraus resultirt

Digitized by Google

die Spindelform der Gesammtverdickung. Günstig für die Erkenntnis sind die nicht seltenen Fälle, in denen die Zellleiber über Kreuz liegen und so die Umrisse eines jeden schön zu constatiren sind.

Woher kommt aber der merkwürdige Eindruck, den die Verdickung, in der wir die paarigen Zellen nachwiesen, am noch intensiv gefärbten Object macht, ein so merkwürdiger Eindruck, dass selbst ein Vergleich der Bilder mit Pigmentzellen nicht ferne liegt? Wir werden, um anknüpfen zu können, zu einem dritten Factor im Rüsselnervensystem übergehen müssen, der eine durchweg unterschätzte Rolle im Nervensystem der Wirbellosen überhaupt spielt, dem Bindegewebe.

In einer Schlussbetrachtung über das Bindegewebe im Nervensystem des Nemertinenkörpers kam ich nach einem weiter ausgeführten Vergleich desselben mit entsprechenden Geweben anderer Wirbelloser, hauptsächlich der Anneliden, an der Hand der Untersuchungen verschiedener Autoren zu der Einsicht, dass im Centralnervensystem der Nemertinen außer hautartigem neurilemmatischen Bindegewebe ein sehr feinfaserig-zelliges Bindegewebe, das auch Pigment führt, besteht. Ersteres bildet eine Kapsel um das Gesammtcentralnervensystem, also Ganglienzellbelag und Centralsubstanz, und innerhalb dieser noch eine zweite um die Centralsubstanz besonders; das zweite aber umhüllt die nervösen Elemente für sich, bildet so Hauben um die Ganglienzellen und bettet die nervösen Fibrillen der Centralsubstanz ein. Ich betonte dann weiter, dass letzteres nicht allein für das Centralnervensystem specifisch ist, sondern überhaupt die nervösen Elemente begleitet, mithin auch im peripheren Nervensystem Bedeutung erlangt.

Aus meinen neuen Untersuchungen folgt, dass dieses Hüllgewebe auch im Nervensystem des Rüssels sehr stark entwickelt ist, es ist aber compacter als irgendwo im peripheren Nervensystem des Nemertinenkörpers.

Es wurde hervorgehoben, dass sich innerhalb der breiten blau tingirten 16 Längsnerven je ein dünner Strang besonders intensiv färbt. Es kommt nun selbst nicht selten vor, dass sich nur die centralen Stränge tingirt haben und die übrige Masse des Längsbandes auf den Farbstoff kaum reagirt (Fig. 7). Es ist ferner schon jetzt einzuflechten, dass es sich niemals ereignet hat, dass sich die Gesammtmasse der Centralsubstanz eines Seitenstammes färbte, sondern auch nur innerhalb dieser bestimmte Faserzüge mit größter Präcision immer wieder stark tingirt hervortraten.

Digitized by Google

Färbte sich die gesammte Centralsubstanz des Seitenstammes, so war das Thier resp. das Körperfragment desselben längst abgestorben. die Differenzirung durch die Färbung, welche im lebenden Gewebe so schön zum Ausdruck kommt und ihr den Werth verleiht, war verloren gegangen, es hatten sich auch andere Gewebe gefärbt — die ganze Färbung hatte aber einen diffusen Charakter angenommen. Und selbst in solchen Präparaten waren dennoch in der blauen Centralsubstanz die bewussten Stränge durch die intensivere Färbung deutlich zu erkennen.

Nur den centralen Strängen, sei es denen der Centralsubstanz des Seitenstammes, sei es dem im Rüsselnerven, schließen sich die Fortsätze der Ganglienzellen an, einzig aus ihnen entspringen die an die Muskulatur etc. abgehenden Nervenfibrillen. In den Centralsträngen fällt die Längsstructur leicht ins Auge, sie setzen sich aus parallel verlaufenden Fibrillen zusammen; in der Masse um sie herum dagegen ist nichts dergleichen zu erkennen, sie erscheint in der That, wie es so oft von der sogenannten Punktsubstanz angegeben wurde, als eine schwammige. In ihr sind kuglige große Kerne eingebettet, ähnlich jenen, die für das Hüllgewebe um die Ganglienzellen herum charakteristisch sind.

Zwischen den 16 Längsnerven des Rüssels befinden sich zahllose Brücken, Anastomosen, die sich verzweigen, sich von Nerv zu Nerv ausspannen und sich auch mit einander verbinden. Niemals betheiligt sich an der Bildung der Anastomosen der centrale Strang (Fig. 8 u. 12 rechts oben).

In das Maschenwerk der Anastomosen sind die paarigen Zellen gebettet, ihre Fortsätze werden gleichsam von diesen Gewebsbrücken bis zu den Nerven getragen. In ihnen verlaufen sie in derselben Gewebsmasse fort, bis sie sich dem Centralstrang anschließen und in ihm dann nicht mehr als einzelne Fibrillen distinct zu verfolgen sind.

Auch jene Fibrillen, die von dem Centralstrang des Rüsselnerven sich loslösen, um z. B. an die Papillenschicht abzugehen, werden von einem Mantel desselben Gewebes umkleidet, der erst unmittelbar unter dem Papillenlager aufhört (Fig. 20).

Jetzt glaube ich den Leser bitten zu dürfen, mir nachträglich eine Berechtigung zu ertheilen, welche ich mir bereits zu Anfang dieser Ausführung genommen hatte, nämlich die, der gegebenen Darlegung entsprechend, das Gewebe, in dem der Centralstrang liegt, das die paarigen Zellen und ihre Fortsätze umkleidet, also auch die Anastomosen bildet und die vom

Digitized by Google

Centralstrang abgehenden, der Innervirung dienenden Fibrillen begleitet, als Bindegewebe aufzufassen und so zu nennen. Im Laufe dieser Arbeit werde ich Gelegenheit haben, auch noch Manches zum Beweis hinzuzufügen.

Es ist noch betreffs der Ganglienzellen zu bemerken, dass außer den paarigen Zellen auch einzeln liegende im vorderen Rüsselcylinder vorkommen, darunter größere, als es die paarigen sind (Fig. 7).

Die Fortsätze der Ganglienzellen im vorderen Rüsselcylinder von *A. marmoratus* biegen fast immer in den nächsten Nerven ein; nur selten sah ich, dass sie über ihn hinaus zu dem zweitfolgenden strebten.

Die Fortsätze schlagen im Nerven bald die Richtung nach vorn, bald die nach hinten ein und sind oft durch das ganze mikroskopische Gesichtsfeld zu verfolgen, ehe sie sich den Fibrillen des Centralstranges beimengen. Die Ganglienzellfortsätze, eben so wie die Fibrillen des Centralstranges, besitzen viele kleine Verdickungen, die ihnen ein perlschnurartiges Ansehen geben.

Der Ganglienzellbelag der Rüsselnerven, wenn ich so sagen darf, ist ein zweizeiliger. Er beginnt gleich am vorderen Rande des Rüsselcylinders, scheint aber in der Stilettregion sehr dünn zu werden und schließlich nahe der zwiebelförmigen Blase überhaupt zu verschwinden. Am hinteren Nervenring konnte ich indess einen Kranz kurzgestielter einzelner Zellen feststellen (Fig. 2). In der Blase vermisste ich die Ganglienzellen. Der Ganglienzellbelag tritt dagegen wieder eigenartig im hinteren Rüsselcylinder auf. Der nervöse Apparat der hinteren Rüsselhälfte zeigt in vieler Beziehung ein eigenthümliches Gepräge (Fig. 8 und 9).

Zwischen den 16 Nerven hat sich in ihm ein unentwirrbares Netzwerk von Anastomosen des gekennzeichneten Bindegewebes entwickelt. Es fallen vor Allem ringartig verlaufende Stränge, besser gesagt breite Bänder auf, da sie den Nerven, denen sie entspringen, an Breite nicht nachstehen. An einem der Nerven setzen sie an, ziehen über mehrere derselben hinweg und heften sich selbst erst wieder auf der entgegengesetzten Rüsselseite an einen entfernt liegenden Nerven an. So bilden sie kürzere und längere Bogen. Ähnliche Bänder verlaufen diagonal. Zwischen den breiten Bändern sind dünnere Stränge ausgespannt, die längs verlaufen, sich mit jenen und unter einander verknüpfen und von Nerv zu Nerv ziehen. Zahllose Stämmchen feinster Natur kommen noch hinzu: kurz es wird ein dichtes regelloses Netzwerk zwischen den Rüsselnerven des hinteren Cylinders hergestellt; nicht nur ein Flechtwerk,

Digitized by Google

da die Bänder, Stränge und Stämmchen, darauf kommt es vor Allem an, mit einander und den Nerven nicht nur verflochten, sondern auch verwachsen sind (Fig. 8 u. 9).

Der Centralstrang charakterisirt die 16 Längsnerven. Aber auch in den Anastomosen verlaufen intensiv gefärbte Fibrillen, die sich zu feinsten Strängen an einander geschlossen haben. Diese führen zu Ganglienzellen hin, die auch hier in den Faserzügen des Netzwerkes eingebettet sind. Die Fibrillen ziehen zu den Centralsträngen. Es bilden nämlich die unzähligen Anastomosen auch hier ein gerüstartiges Lager für die Ganglienzellen und ihre Fortsätze. Es existirt hier wie im vorderen Rüsselcylinder eben so wenig wie sonst im Nemertinenkörper eine vollständige Bindegewebsschicht als Trägerin der nervösen Elemente Für die periphere Nervenschicht ist schon früher die Gitterung nachgewiesen. Der Vertheilung der nervösen Materie entsprechend ist die Hüllsubstanz entwickelt. Die nervösen Elemente bilden aber auch niemals irgend wo im Nemertinenkörper außer im Centralnervensystem eine vollständige Schicht.

Im vorderen Rüsselcylinder werden von den Ganglienzellen und ihren Fortsätzen, um etwas zu schematisiren, Ringe in der Rüsselwand gebildet, welche die 16 Nerven durchbrechen. Im hinteren Cylinder sind dagegen die Ganglienzellen regellos verstreut, ihre Fortsätze steuern auf Umwegen den Nerven zu, vereinigen sich auch schon zwischen ihnen zu feinen Strängen, die in Windungen bald längs neben den Nerven her, bald quer über sie hinwegziehen, ehe sie sich mit dem Centralstrang eines derselben vereinigen. Daher finden sich im vorderen Cylinder die queren Anastomosen von Nerv zu Nerv ausgespannt, im hinteren Cylinder aber erklärt sich das complicirte bindegewebige Maschenwerk. Die paarigen Zellen sind in diesem Abschnitt selten; auch ihre Fortsätze verlaufen bald in dieser, bald in jener Richtung. — Die einzelnen Ganglienzellen sind häufig zu kleinen Bündeln vereinigt.

Der hintere Rüsselcylinder ist minder reich an Ganglienzellen als der vordere. Die Masse der Ganglienzellen zeigt aber eine gewisse Mannigfaltigkeit. Auffallend große Zellen sind hier zahlreicher vertheilt als im vorderen Rüsselabschnitt, daneben fallen Zellen ins Auge mit eigenthümlich breitgedrücktem, etwa herzförmigem Körper, der äußerst begierig den Farbstoff aufsaugt.

Die Nervenfibrille im Rüsselnerven besitzt, so viel ich feststellen konnte, keine Verzweigungen. Sie ist ein sehr feiner Faden mit unzähligen körnchenartigen Verdickungen.

Digitized by Google

Dies ist das Bild, das ich nur mit Hilfe der Methylenblaufärbung vom Centralnervensystem des Rüssels von *Amphiporus marmoratus* erhalten habe. Es sei noch vervollständigt durch einige Beobachtungen über die Innervirung des Muskelschlauches und des Basalapparates des Stilettes, sowie auch der papillären Schicht.

Im vorderen Rüsselcylinder gehen in nahen, recht regelmäßigen Abständen von jedem der 16 Nerven aus dem Centralstrang Fibrillenbündel ab, welche auf kürzestem Wege im geschlossenen Zuge die Längsmuskelschicht durchsetzen und bis an die unter dem Plattenepithel gelegene Ringmuskelschicht treten (Fig. 3 u. 4). Unter der Ringmuskelschicht verändern sie ihren Lauf, indem die Fibrillenzüge umbiegen und sich zu einem Längszuge zusammen an einander schließen, der genau parallel dem entsprechenden Rüsselnerven verläuft, ihm gerade gegenüber liegt und ihn von oben geschen verdecken wird. Fig. 3 und 4 sind nach einem Präparat gezeichnet, in welchem der Längszug, oder Hauptparallelzug des Nerven, wie man ihn nennen könnte, durch Quetschung seitlich gezerrt wurde. So wie dem Centralstrang des Rüsselnerven die Fibrillenzüge des Hauptparallelzuges entsprangen, gehen von diesen wieder in derselben Weise Fibrillenbündel seitlich ab, die sich wiederum zu Nebenparallelzügen an einander zusammenschließen, und auch von diesen wieder u. s. f. — Aus den Parallelzügen treten dann einige wenige Nervenfasern in den gleich nahen Abständen, in denen die Fibrillenbündel aus dem Rüsselnerven abgingen, heraus, um in die Ringmuskelschicht zu dringen. An jeder Stelle, wo Nervenfibrillen zwischen die Fasern der Ringmuskelschicht treten, bemerkt man ein kleines, durch die Färbung hervortretendes spindelförmiges Gebilde (richtiger sollte ich wohl anstatt Gebilde Erscheinung sagen), erzeugt, indem sich die wenigen den Parallelzügen entspringenden Fibrillen verflechten, ehe sie rechts und links zwischen die Muskelfibrillen der Ringschicht ausstrahlen. Die »Spindel« mit ihren feinsten Enden, den ausstrahlenden Fädchen, liegt in der Richtung der ringsverlaufenden Muskelfibrillen, verläuft also mit ihnen parallel. Sie ist das letzte Glied in der Kette der eben beschriebenen Innervirung.

Wie erklärt sich diese Kette, wird man fragen, wie sind die Parallelzüge zu deuten?

Eben so wie die Centralstränge. Es zielt Alles darauf hin, dass die leitenden nervösen Elemente möglichst alle mit einander und unter einander in Berührung kommen; das wird erreicht, wenn sie

Digitized by Google

so lange als möglich zu Bündeln oder Zügen vereinigt bleiben; denn mit um so mehr Fibrillen wird die einzelne in Beziehung treten, je länger der Weg ist, den sie in der Gemeinschaft der Nervenfibrillen eingeschlossen bleibt, wo fortgesetzter Wechsel durch Abgang und Zufluss von Nervenfibrillen stattfindet; aber auch als um so intimer wird man die physiologischen Beziehungen der Fibrillen bezeichnen dürfen, je andauernder sie mit einander verflochten waren. Aus unserem Falle ist zu folgern, dass die Nervenfibrille, die in *a* vom Centralstrang entspringt (Fig. 4), nun nicht direct geradauf zur nächsten Spindel steigt, sondern vorwärts oder rückwärts im Hauptparallelzuge über mehrere Spindelabstände hinaus verläuft, dann seitlich umbiegt, aber wiederum nicht zur nächsten Spindel sich begiebt (an ihrer Bildung Theil nehmend), sondern noch ein Stück im Nebenparallelzuge weiter verläuft, dann erst in die zweit- oder drittfolgende Spindel aufsteigt, dort mit ein paar anderen Nervenfasern sich trifft und verflicht (kreuzt!), die einen ganz anderen Weg genommen haben — kam z. B. die ins Auge gefasste Nervenfibrille von hinten, so kamen andere wohl von vorn — um mit jener das Endglied, eben die »Spindel«, zu bilden. So können Fasern von *a* nach *b* und einige weiter nach *c* und darüber hinausziehen oder von *a* über *b*, *d* nach *e* u. s. f. ihren Weg nehmen. Fortwährend werden andere Fibrillen einander kreuzen. So sind die Parallelbahnen, so ist das überraschend schematisch angeordnete System der Nervenzüge innerhalb des Hautmuskelschlauches nur eine Folge des größten Wechsels im Verlauf der Nervenfibrillen.

Es ist merkwürdig, dass ich nichts über die Innervirung der Längsmuskelschicht, welche die Fibrillenzüge der Nerven ja durchsetzen, herausbekommen habe. Ich nehme an, dass sie durch Fibrillen, die sich von den Parallelzügen abzweigen, besorgt werde. Ich komme hierauf zurück. Dagegen hat mir die Färbmethode die Art der Innervirung der zwiebelförmigen Blase aufgeschlossen. Ich bekam wiederum die Nervenversorgung der Ringmuskelschicht, welche als ein äußerst dünnes Lager die ungemein mächtige Längsmuscularis der Blase umkleidet, zu Gesicht (Fig. 1 u. 2).

Etwas vor dem hinteren Nervenringe entspringt von dem Rüsselnerven eine entsprechende Anzahl von Nerven (bei *Amphiporus marmoratus* sind es 16). Jeder der Nerven begiebt sich nach rückwärts an die Außenfläche der zwiebelförmigen Blase unter die Ringmuskelschicht. Hier angelangt bilden die Fibrillen der Nerven einen dem Ringnerven parallelen Ringzug, ganz wie vorhin den Hauptparallelzug der Rüsselnerven. Sonst aber werden weiter keine

Digitized by Google

Parallelbahnen geschaffen, sondern an dem Punkte, wo die Zweige der Rüsselnerven auf die Ringmuskelschicht treffen und sich umbiegend den parallelen Ringzug erzeugen, strahlen wie die Äste einer Baumkrone rings Nervenfibrillen aus, die ein oberflächliches Gitterwerk in der Muskulatur der Blase bilden. Ein Gitter, das durch die zahllosen Fibrillen, die überall, nach hinten und vorn ziehend, aus der parallelen Ringbahn heraustreten und sich schon von den Zweigen der Rüsselnerven abspalten, ein ungemein dichtes ist. Die Fibrillen ziehen, wie gesagt, nach vorn und hinten, der parallele Ringzug liegt ein gutes Stück vor dem Äquator der Blase, in die Kreuz und in die Quer, sich wohl verflechtend, aber keine Anastomosen eingehend. Sie verlaufen nicht wellig, sondern sind zickzackartig gebrochen, und viele kleine kuglige Anschwellungen verleihen auch ihnen das charakteristische perlschnurartige Aussehen. Den nach hinten ziehenden Fibrillen kommen solche entgegen, die sich dort von den Rüsselnerven abzweigen, wo diese in den engen Ductus einbiegen, durch den die Blase mit dem hinteren Cylinder communicirt (Fig. 2 *Fh*).

Es giebt zu denken, dass die Centrirung der nervösen Elemente, die der Versorgung des motorischen Apparates des Rüssels dienen, allemal wieder an der Grenze zweier Muskelschichten stattfindet, gewissermaßen Centren untergeordneter Bedeutung bildend, aus denen in letzter Instanz die Nervenfibrille der Muskelzelle heraustritt; namentlich, wenn man sich erinnert, dass auch die sogenannten peripheren Nervenschichten in der Haut des Nemertinenkörpers zwischen zwei Muskelschichten oder Hautschichten gebettet sind. Man darf schließen, dass von dem intermuskulären Centrum aus auch beide Muskelschichten innervirt werden, nicht nur die Ringschicht, wie ich es specieller feststellen konnte, da ich zwischen ihre Zellen die nervösen Fibrillen tief hineindringen sah.

Schließlich fand ich, dass auch Züge von Nervenfibrillen unmittelbar sich vom Rüsselnerven abzweigen, um sich direct in das äußere Muskellager der Rüsselwand zu vertheilen. Solche entsprangen im vorderen Rüsselcylinder in der Stilettregion und endigten in der Nähe der Taschen der Nebenstilette (Fig. 1).

Zur Innervirung des Muskelmantels, welcher zum Basalapparat des Hauptstilettes gehört, entspringen vom vorderen Nervenringe nahe bei den Verdickungen der Rüsselnerven 16 starke Nervenstämme, die sich nach innen wenden, radienartig auf das Hauptstilett als Centrum zustrahlend (Fig. 1 *c.R*). Um den

Digitized by Google

Muskelmantel herum bilden sie einen Ring, einen Parallelring zum vorderen Nervenringe. Von den Nervenenden, die auch in diesem Parallelringe eine Anschwellung durch eine lockere Aufknäuelung zeigen, eben so wie vom Parallelringe selbst ziehen die Fasern ab, welche zwischen die Zellen des Muskelmantels des Hauptstilettes eindringen und deren letzte Endigungen stärkere Verdickungen zeigen, von denen ich aber schließlich noch ein feines Spitzchen ausgehen sah.

Über die Innervirung der Papillenschicht werde ich nachher eine gemeinsame Darstellung, die auch gleich die Rüssel der anderen Formen der Enopla berücksichtigt, geben, hier dagegen sofort das anschließen, was ich bei anderen Formen über das ins Auge gefasste Thema an Stoff gesammelt habe. Die gewonnenen Resultate bestätigen wesentlich die bereits dargelegten.

Bei *Drepanophorus serraticollis* und *rubrostriatus* sehe ich von einer Beschreibung der gröberen Anatomie des Nervensystems ab, obwohl der Stilettapparat anders, wenn auch einfacher gebaut ist, als bei *Amphiporus marmoratus*, da es mir hier nur auf die histologischen Verhältnisse ankommt, und ich jener von vorn herein nur in so weit Rechnung tragen wollte, als es mir unbedingt zum Verständnis nöthig erschien (Fig. 11—16).

Besonders interessirte mich im vorderen Rüsselabschnitt das ausschließliche Vorkommen paariger Zellen. Sie sind minder zahlreich als am gleichen Orte bei *Amphiporus marmoratus*, aber bedeutend größer. Desshalb sind in den mit Methylenblau intensiv gefärbten Verdickungen zwischen den Rüsselnerven leichter ein Paar Zellen zu erkennen. Ihre Form hebt sich schärfer aus dem Hüllgewebe ab, und auch der größere Kern ist besser und schärfer ohne Hilfsreagentien zu constatiren. Die sehr langen Fortsätze der paarigen Zellen — sie ziehen meist über mehrere Nerven hinweg, ehe sie in einen derselben einbiegen — verlaufen wie die Ringmuskelfibrillen sehr regelmäßig, fast alle mit einander parallel. Sie bilden vollständige Ringe in der Rüsselwand, da die Fortsätze oft gegenüber in den Nerven eindringen; wo der eine Fortsatz aufhört, setzt scheinbar der andere an, oder sie verlaufen auch theilweise dicht neben einander gelagert mit einander bis zum Eintritt des einen in den Nerven. Kurz, das gefärbte Nervensystem vom *Drepanophorus*-Rüssel, die Längsnerven mit ihren Ganglienzellen, bieten ein Bild von erstaunlicher Klarheit, indem jeder Ganglienzellfortsatz vom Ursprung bis zum Eintritt in den Nerven und in diesem noch fort sich geltend macht (Fig. 11 u. 12).

Übrigens ist wenig hinzuzufügen. Die Ganglienzellfortsätze

Digitized by Google

zeigen viele größere und kleinere Verdickungen, sie schließen sich dem Centralstrang an, sind wie dieser vom Hüllgewebe begleitet, das auch um die Zellen gemeinschaftliche Kapseln bildet, also es fällt nichts auf, was bei der ersten Art nicht schon berücksichtigt worden wäre (Fig. 13 u. 14).

Ganz und gar wie *Drepanophorus serraticollis* verhält sich *D. rubrostriatus* mit Rücksicht auf die uns angehenden Verhältnisse des Rüsselnervensystems; dass die sämmtlichen Elemente sehr viel winziger sind als in den bisherigen Arten resultirt einmal aus der großen Anzahl der Rüsselnerven (24), sodann aus der geringen Größe des Rüssels dieser kleineren Species selbst. Schließlich habe ich noch den Rüssel eines bisher nicht beschriebenen *Drepanophorus* des Neapler Golfes, welchen nur 14 Nerven charakterisiren, untersucht (Taf. 14 Fig. 15 und 16). Mutatis mutandis bietet er die gleichen Verhältnisse wie seine Verwandten. Die Nerven sind dicker als die von *Drep. serraticollis*, mit dessen größten Rüsselexemplaren der Rüssel dieser Form concurriren kann; es sind ihrer ja um 10 weniger als dort, also ist auch die Masse der paarigen Zellen auf entsprechend wenigere aber breitere Längsfelder vertheilt, in denen die Zellleiber ungefähr in zwei Parallelreihen arrangirt sind, während sie bei den anderen *Drepanophorus*-Arten sich nur in einer Reihe ziemlich gerichtet hatten.

Die Innervirung der Papillenschicht. Der Rüssel der bewaffneten Nemertinen ist mit dachziegelartig angeordneten Zotten oder Papillen bedeckt, welche beim ausgeworfenen Rüssel die äußere Schicht bilden (Fig. 17, 19 u. 20). Jede Papille setzt sich aus einer großen Anzahl von Zellen zusammen, deren jede einen cylindrisch verdickten äußeren und einen fadendünnen inneren Abschnitt, mit dem sie sich auf eine Basilarmembran anheftet, aufweist. Der erstere enthält ein zu kleinen Kügelchen geformtes Secret, das bei Gelegenheit ausgestoßen wird und durch welches sich der Rüssel äußerst zähe an Gegenständen festzukleben vermag. Betreffs der Innervirung der Papillenzellen, von denen ich nur solche, wie sie eben skizzirt wurden, kenne, lieferte unsere Methode recht merkwürdige Resultate, vor Allem darum, weil sie bei den verschiedenen untersuchten Formen so sehr übereinstimmten. Gehe ich nämlich die bekannten Typen durch, so habe ich anzugeben, dass sich mit auffallender Übereinstimmung bei allen Injectionspräparaten niemals sämmtliche Papillenzellen gefärbt haben, sondern nur eine bestimmte Anzahl in jeder Papille, die dann nicht allein für den gerade beobachteten Rüssel, sondern auch für

Digitized by Google

den Rüssel der Art überhaupt constant war. Bei den verschiedenen Arten erst wechselte sie. Und nur an die gefärbten Papillenzellen tritt eine tingirte Nervenfibrille heran. Die Färbung ist eine ungemein distincte. Außer den wenigen Papillenzellen, die sich je nach der Nemertinenart färben, und den ihnen angehörenden Nervenfibrillen, ist auch auf weißem Untergrunde nicht ein Schimmer von Blau in der Papille wahrzunehmen.

Man sollte in den gefärbten besondere, vor den ungefärbten eigenthümlich ausgezeichnete Papillenzellen vermuthen; ihr Bau berechtigt nicht dazu: weder ihre Gestalt noch die Art ihres Inhaltes, so weit betreffs dieses die nur äußerlich mikroskopische Prüfung (eine mikrochemische steht aus) zu schließen erlaubt, unterscheidet sie von jenen. Auch das äußere Ende der blauen Zellen ist cylindrisch verdickt, am Grunde desselben oder durch eine Einschnürung etwas abgetrennt liegt ein spindeliger Kern. An ihn setzt sich der Fadenfortsatz, und mit diesem ist eine Fibrille mit vielen Anschwellungen und Kügelchen verknüpft, die bis in den Rüsselnerven hinein verfolgt wurde. Die Natur des Inhaltes der Zelle tritt oft schon ohne Weiteres, wohl immer aber nach Behandlung des Präparates mit pikrinsaurem Ammoniak deutlich hervor. Er erweist sich als ein drüsiges Product. Nie ist die Zelle durch ein Haar oder etwa ein Stäbchen wie eine Sinneszelle im Allgemeinen charakterisirt, dagegen ist das Secret der blauen Zelle öfters hervorgepresst, einen kurzen, feinen Zapfen bildend.

In jeder Papille von *Amphiporus marmoratus* färbten sich 2 benachbarte Zellen, und an jede trat eine Nervenfibrille heran (Fig. 21).

In jeder der Rüsselpapillen von *Drepanophorus serraticollis* dagegen und auch in jeder von der neuen *Drepanophorus*-Art hatten sich relativ zahlreiche Zellen, mindestens 10, gefärbt (Fig. 19 u. 20).

Diese vertheilten sich unter die Menge der Zellen einer Papille, welche den Farbstoff auch in diesem Falle nicht imbibirt hatten. An jede der gefärbten Zellen heftet sich eine tingirte Fibrille. Die Fibrillen schließen sich noch in der Papille zu einem Strang zusammen und verlaufen gemeinsam bis zum Rüsselnerven, in dem sie dicht an einander geschlossen die Grundmembran des Zellenlagers und die Muskelwand (Ring- und Längsschicht) durchbrechen, welche zwischen dem Rüsselnerven und der Papillenschicht sich befindet. Zu jeder Papille zweigt sich also vom Rüsselnerven ein Nervenast ab, dessen stark tingirte nervöse Elemente, die Fibrillen, vom Centralstrange abziehen; der Nervenast ist aber auch mit einer bindegewebigen Grundmasse ausgestattet, da das gekennzeichnete Hüllgewebe einen dicken

Digitized by Google

Mantel um den Fibrillenstrang bildet, einen Mantel, in den die großen kugeligen Kerne, die charakteristischen Kerne des neuralen feinfaserigen Bindegewebes reichlich eingestreut, und gut zu constatiren sind (Fig. 20).

Der Eindruck, welchen die gefärbten Zellen machten, war auch hier nicht immer der gleiche, da das Secret, welches sie führen, bald homogen bald schaumig, weil aus vielen kleinen Bläschen zusammengeballt, erschien. Auch in jeder der Rüsselzotten von *Drepanophorus rubrostriatus* färbten sich eine Anzahl Zellen sammt ihren Nervenfibrillen. Übrigens ist das Bild der Zellen und der Nervenfibrillen immer das gleiche, wie es durch die erste Schilderung zu geben versucht wurde.

Im hinteren Rüsselcylinder von *Amphiporus marmoratus* gewann ich durch die günstige Reaction, welche auf die Injection hin regelmäßig eintrat, Bilder, die ganz an die erinnerten, welche im inneren Rüsselepithel auch bei einer unbewaffneten Form erschienen.

Dieser Rüsselabschnitt, welcher sich bekanntlich nicht umstülpen kann, besitzt keine Zotten, sondern ein sehr hohes, dem Zottenlager homologes Epithel, das sich aus äußerst langen Drüsenzellen zusammensetzt, die das Secret erzeugen, welches durch den Ductus ejaculatorius ausgespritzt wird (Fig. 1 *Dct*). Viele dieser Zellen, die sich regelmäßig unter der übrigen, bei Weitem vorwiegenden Zellmasse vertheilen, hatten sich tiefblau gefärbt. Der innere, dem Rüssellumen zugekehrte Abschnitt dieser Zellen ist stark angeschwollen, er sieht wie ein voller Schlauch aus. Ein dünner Faden heftet sich ihm an und befestigt ihn auf der Basalmembran mit Hilfe von mehreren feinsten Fäden, in die er sich am Ende zerfasert (Fig. 23 *a*). Der spindelige Kern der Zelle liegt am Grunde des schlauchförmigen Abschnittes, dort wo sich dieser plötzlich in den fadenförmigen verjüngt. Zwischen die Wurzelfasern, wenn ich die der Basalmembran anhaftenden Fäserchen so nennen darf, ist eine andere Zelle eingedrungen, in der vor Allem der große Kern auffällt. Sie sendet eine Fibrille zum Rüsselnerven. Es ist eine Nervenzelle, ein Bindeglied zwischen den Rüsselnerven und der Epithelzelle eingeschaltet. Diese Art der Innervirung ist, wie angedeutet wurde, bei einer waffenlosen Form, bei *Polia* noch ausführlicher zu beschreiben.

Der Nervenapparat des waffenlosen Nemertinenrüssels ist äußerst einfach gebaut. Das ist zu erwarten, weil der complicirte Stilettapparat fehlt. Der Rüssel wahrscheinlich sämmtlicher Anopla

Digitized by Google

(jedenfalls der von *Carinella*, *Cerebratulus* und *Polia*) steht, wie das Hubrecht bereits erkannte, mit dem Gehirn durch zwei Nerven in Verbindung, die den Rüssel von vorn bis hinten durchziehen. Früher bemerkte ich schon, dass sich die Nerven bei *Polia delineata* zu einer Schicht ausbreiten. Ich kann jetzt hinzufügen, dass die Nerven, welche entweder unter dem inneren (dem Papillenlager homologen) Epithel liegen (z. B. *Carinella, Polia*) oder in den Muskelschlauch des Rüssels eingeschlossen sind (z. B. *Cerebratulus*), immer ein Netzwerk von Anastomosen bilden, ganz analog jenem näher beschriebenen im hinteren Rüsselcylinder vom *Amphiporus marmoratus*. Nur sind die Anastomosen bei Weitem länger, denn sie verlaufen nicht quer, sondern längs (man könnte sagen, den Nerven fast parallel), sie zweigen sich unter sehr spitzem Winkel ab und treten unter solchem wieder mit einander in Verbindung. Die Anastomosen sind meist so dick wie die Nerven, wenigstens bei *Polia* kaum von diesen zu unterscheiden (Taf. 15 Fig. 18 u. 31). Im Rüssel dieser Gattung glaubt man darum zuerst eine große Anzahl von Rüsselnerven zu erblicken, wie etwa im Rüssel von *Drepanophorus rubrostriatus*. Das Netz der Anastomosen im hinteren Abschnitt des Rüssels von *Carinella* gleicht am ehesten noch dem von *Amphiporus*, da hier die Nerven fortgesetzt an Stärke vor den Anastomosen prävaliren und diese zu einem krausen, weiten Netzwerk verwachsen sind.

Die Grundmasse der beiden Rüsselnerven eben so wie die der Anastomosen bildet das feinfaserige genugsam gekennzeichnete Bindegewebe. Es sind in dasselbe wie immer die großen, kugeligen Kerne eingestreut.

Die vorwiegende Gewebsmasse der beiden Nerven und der Anastomosen ist Bindegewebe; es bildet das Gerüst, in welchem die vom Gehirn kommenden Nervenfibrillen und die eigenen, die zu den Ganglienzellen des Rüssels hinführen, verlaufen. In das gleiche Gewebe sind wie die Fortsätze auch die Ganglienzellen selbst gebettet. Sind die Anastomosen so zahlreich, d. h. liegen sie so dicht beisammen wie bei *Polia*, und gehen die beiden Nerven in ihnen fast auf, so müssen auch Schnitte wohl den Glauben erwecken, es sei kein Nervengerüst, sondern eine Schicht vorhanden. Früher erblickte ich noch in einer unverhältnismäßig beträchtlichen Quantität der die »Schicht« bildenden Gewebsmasse lediglich nervöse Materie.

Es ist vorauszusehen, dass die Ganglienzellen — diese fehlen im Rüssel der Anopla keineswegs — nicht nur an den beiden Nerven vertheilt sind, sondern auch den Anastomosen anliegen, mithin sich

Digitized by Google

im gesammten Umfang des Rüsselcylinders finden. Dies bestätigt die Untersuchung.

Im Rüssel von *Cerebratulus marginatus* ist der Ganglienzellreichthum so bedeutend, dass er dem der bewaffneten Rüssel wohl fast gleichkommt. Die Ganglienzellen bilden auch hier vor Allem jederseits der Rüsselnerven eine Zeile, in welcher sie ungemein dicht an einander gereiht sind. In der Wand der beiden Halbcylinder, in welche der Rüssel durch die beiden Nerven zerlegt wird, nehmen sie zwar an Fülle ab, aber mit der quantitativen Abnahme geht eine auffällige qualitative Entwicklung derjenigen Zellen, die von den Nerven entfernt sich vertheilen, Hand in Hand. Hier finden sich nämlich viele colossale Ganglienzellen, die einen entsprechend dicken und langen Ausläufer aussenden. Die Fortsätze verlaufen in der Längsrichtung; ich musste das Object selbst bei schwachen Vergrößerungen öfters verschieben, wenn ich sie verfolgen wollte. Zwischen den Nerven sind auch häufiger paarige Zellen anzutreffen, die ihre Fortsätze zu beiden Nerven entsenden. Übrigens sind solche selten. Die typische Ganglienzelle des *Cerebratulus*-Rüssels ist eine einzelne unipolare Ganglienzelle, deren Größe sehr variirt, deren Fortsätze in verschiedenen, meist in Längsrichtungen ziehen, um schließlich oft erst nach langen Umwegen in einen der Nerven einzubiegen (Fig. 18).

Die Zellen sind retortenförmig, birnförmig oder kugelig. Von ihrer Structur habe ich ein Bildchen beigefügt, wie es häufig beim Verblassen der Färbung auffällt (Taf. 15 Fig. 18*a*). Es zeigt sich da, dass die Zelle aus einem Gerüst aufgebaut ist, das die Farbe noch hält, und einer Zwischensubstanz, welche schon völlig hell erscheint. Man sieht in der Zelle Zellchen, deren Wände jenes Gerüst bilden, das einen Inhalt, die entfärbte Substanz, einschließt. Die Zellchen legen sich in mehreren kugelschaligen Schichten um den Kern herum. Dem entsprechend, dass die beiden Nerven am wenigsten im *Polia*-Rüssel aus dem Anastomosenwerk sich herausheben, ist auch der Ganglienzellbesitz des Rüssels noch weniger an die Seiten dieser Nerven concentrirt als im Rüssel von *Cerebratulus marginatus*. Derselbe ist aber auch keineswegs sehr imponirend. Überall findet man, also ziemlich gleichmäßig, birnförmige Zellen in geringer Menge zerstreut, welche den Anastomosen oder den Nerven mit kurzen Stielen gleichsam anhängen.

Es ist mir bisher nicht gelungen, etwas über die Innervirung des inneren Rüsselepithels von *Cerebratulus marginatus* zu

Digitized by Google

erfahren. Erst bei *Eupolia curta* und *delineata* erhielt ich Bilder, die mir auch in dieser Frage Aufschluss gaben. Hier werden in der inneren Epithelschicht, welche sich im vorderen Rüsselabschnitt zur Papillenschicht differenzirt hat, in allen Abschnitten des Rüssels durch das Methylenblau lange hakenförmige Gebilde, welche gleichmäßig und reichlich vertheilt sind, kenntlich gemacht. Dieselben machen den bizarrsten Eindruck, sind aber dennoch nicht schwer zu enträthseln (Taf. 15 Fig. 22 und 23). Sie setzen sich nämlich aus zwei Zellen zusammen und zwar erstens aus einer sehr langen schmächtigen Zelle, einer Papillenzelle, mit verdicktem oberen Ende und einer verstärkten Basis, welche einen kugeligen Kern enthält, und sodann aus einer anders gestalteten Zelle, welche sich quer über die Basis jener gelegt hat. Diese wird nämlich nur durch einen kleinen spindeligen, mehr oder minder regelmäßig geformten, sehr intensiv tingirten Kern und einen fadenartigen Fortsatz repräsentirt. Es ist eine Nervenzelle; den Fortsatz können wir in die Längsnerven hinein verfolgen. Am meisten Mühe macht es noch, den kugeligen Kern der Papillenzelle festzustellen, da er meist gerade durch den Kern der Nervenzelle verdeckt wird und auch nur undeutlich durch die Färbung hervortritt. Indess das öfters geübte Abwarten des Verblassens der Präparate führt auch hier zum Ziel. Die Papillenzelle, welche immer nur einen hellen Farbenton annimmt, ist oft bis in die feinen Fortsätze hinein hervorgehoben, die von ihrer Basis ausstrahlen und sich in die Grundmembran der Papillenschicht zerfasern. Die Nervenzelle tritt auch nicht immer von der Seite, quer an die Papillenzelle heran, sondern ist ihr öfters der Länge nach angedrückt. Häufig zeigte sie außer dem Kern und der zum Nerv ziehenden Faser noch einen kürzeren Fortsatz, der über ihren Kern hinausragend an der Papillenzelle aufsteigt und der Innervirung dienen wird.

Die gefärbten Papillenzellen zeigten keine andere Beschaffenheit als die vielen ungefärbt gebliebenen. Bei der großen Anzahl von Rüsseln, welche ich untersuchte, fand ich, dass die Köpfe sowohl jener wie dieser bald ein zu winzigen Stäbchen oder Kügelchen geformtes Secret enthielten, bald dieses durchaus homogen erschien. Auch in dem hinteren Rüsselcylinder, der sich ja bei *Eupolia* durch eine Einschnürung noch auffällig vom vorderen absetzt, war kein anderer Unterschied zwischen den Epithelzellen — die Anordnung dieser zu Papillen ist im hinteren Rüsselabschnitt nicht erfolgt — zu constatiren, als einzig der durch die Blaufärbung eines Theiles derselben

Digitized by Google

markirte. Die Zellen sind im Vergleich zu denen im vorderen Rüsselcylinder kürzer und gedrungener.

Merkwürdigerweise war auch die Zahl der gefärbten Zellen im Rüssel von *Eupolia* höchst constant. In den allermeisten der Injectionspräparate bekam ich nur durchweg eine gefärbte Zelle in der Papille. Aber es gab doch einige wenige Ausnahmen, in denen sich mehrere Zellen gefärbt hatten. Das bestärkt mich in der natürlichen Ansicht, dass alle Zellen der Papille, welche dieselbe Gestalt und denselben Inhalt wie die gefärbten zu besitzen scheinen, auch physiologisch gleichbedeutend sind und demnach auch der Innervirung nicht ermangeln werden (Fig. 22).

Noch ein paar Worte habe ich über einige sonderbare, mir ziemlich unerklärliche Befunde, die ich durch die Färbung im Muskelschlauch des Rüssels machte, anzufügen.

Im Rüssel von *Eupolia* liegt die Nervenschicht bekanntlich unmittelbar unter dem Papillenlager, während sich bei *Cerebratulus* noch Muskelschichten auch zwischen der Nervenschicht und derjenigen der Papillen befinden.

Es kommen bei *Eupolia* nicht allein in der Nervenschicht große Zellen vor, sondern auch in der Muskulatur befinden sich solche (Fig. 32 *a* u. *b*).

Wir erkannten die Verbindung der Zellen der Nervenschicht mit den Rüsselnerven und durften sie mit Bestimmtheit Ganglienzellen nennen, konnten auch sie selbst und ihre Fortsätze bei der Besprechung des *Cerebratulus*-Rüssels, welcher, was die Ganglienzellen und ihre Fortsätze anbetrifft, entsprechende Verhältnisse bietet wie der Rüssel von *Eupolia*, eingehender charakterisiren.

Eine bestimmte Benennung der großen Zellen in der Muskulatur möchte ich dagegen gern vermeiden, da ich damit leicht schon mehr und Bestimmteres sagen könnte, als es in meiner Absicht liegt. Ich schildere mithin nur, was mir an ihnen bemerkenswerth erschien. Diese Zellen, große, kugelige Gebilde, heften sich mit einem oder zwei feinen Fortsätzen an eine intensiv gefärbte Fibrille, die ringförmig oder längs verläuft. Es fiel mir sehr auf, dass diese Fibrillen immer genau so zogen wie die Fibrillen entsprechender Muskelschichten, dass sie, wie auch eine Muskelfibrille in der Mitte am dicksten ist, sich nach den Enden zu verjüngen und in je eine feine Spitze ausziehen. Die Fibrillen verbinden sich nicht mit einander, wenn die eine aufhört, beginnt die andere. Man sollte sie nach ihrem Aussehen für gefärbte Muskelfibrillen halten, aber sie sind sehr

Digitized by Google

fein gekörnt, und die hyaline Muskelfibrille, der sie anliegen, ist außerdem sehr scharf von der gefärbten Fibrille abgehoben, trotzdem die hyaline Muskelfibrille sich nicht im geringsten tingirt hat. So habe ich auch nur an die Möglichkeit gedacht, dass sich die Zellsubstanz der Muskelfibrille gefärbt habe und nun diese räthselhaften Bilder veranlasse, indem dann die großen Zellen für den Plasmaleib der Muskelfibrille zu halten wären. Jedenfalls hätten wir eine merkwürdige Muskelfaser im Rüssel der *Eupolia* (ich fand bei *delineata* und *curta* genau dasselbe), zumal im hinteren engen Rüsselabschnitt, wo die Zellen an den Ringfasern eine ganz enorme Größe erreichen, dass sie in gar keinem Verhältnis stehen zur Muskelfibrille und dem dünnen Rüsselrohre selbst. Das wäre ja eine Nematodenmuskelfaser par excellence!

Leider ist meines Wissens die Technik der Methylenblaufärbung noch nicht so weit fortgeschritten, dass man das mit diesem Blau tingirte Object auch noch anders färben könnte, um andere Elemente gleichzeitig studiren zu können. Ich versuchte es, die auf bekanntem Wege fixirten Objecte mit Anilinfarben zu behandeln, aber ohne den gewünschten Erfolg. So habe ich warten müssen, bis ich ab und zu Muskelfibrillen neben ihren Kernen vollständig auch durch das Methylenblau gefärbt bekam. Dann durfte ich mich jedes Mal davon versichern, dass diese sich ganz so, wie ich sie kennen gelernt hatte, verhielten (Taf. 15 Fig. 32*a* und 32*b*).

Der breiten (im Verhältnis zu den sehr feinen gefärbten Fibrillen, die ich vorhin beschrieb), glänzenden Muskelfibrille, deren contractile Substanz nur leicht gebläut ist und sehr hyalin erscheint, ist ein kleiner ovaler Kern angedrückt, von dem jederseits ein dünner Plasmastreif ausstrahlt, der schon eher an die gefärbte Fibrille erinnern konnte. Leider traten an solchen Objecten aber die großen kugeligen Zellen nicht hervor.

Für Muskelzellen halte ich die großen Zellen demnach nicht, sondern weit eher für solche, die im Dienst der nervösen Function stehen. — Das Merkwürdigste aber sind endlich feine blaue Fibrillen, die diagonal verlaufen und sich zwischen Muskelfibrillenzügen gleichen Verlaufes kreuzen. Sie bilden ein dichtes Kreuzgitterwerk im Muskelschlauch des Rüssels. Es sind nun aber immer zwei Fibrillen am Kreuzungspunkte verklebt. Es zeigt sich nämlich, dass immer zwei Fibrillen zusammengehören und je zwei mit entgegengesetztem Verlauf bilden ein Paar. Beide Fibrillen kreuzen einander genau in der Mitte. Die Verklebung besorgt ein schwach tingirtes Plasma

Digitized by Google

mit körnigem Saum, das sich an jedem der vier Strahlen der Fibrillen vom Kreuzungspunkte aus noch etwas entlang zieht. An der nämlichen Stelle liegt immer ein stark gefärbter Kern. Die Verklebung der Fibrillen besorgt mithin eine Zelle.

Die diagonalen Fibrillen verhalten sich übrigens ganz eben so, wie die rings- und längsverlaufenden, man könnte an sie dieselben Vermuthungen anknüpfen und würde dann ein diagonales Muskelpaar mit einem Kern erhalten — oder zwei diagonale Muskelfibrillen, an deren Kreuzungspunkte eine Nervenzelle liegt. Vergegenwärtige ich mir noch einmal den Eindruck, den mir die vielen Bilder gemacht haben, die ich immer wieder durchmusterte, um zur Klarheit zu gelangen, so scheint es mir, dass sich in der That das Zellplasma der Muskelzellen gefärbt hat und dieses die in den verschiedenen Richtungen verlaufenden gefärbten körnigen Fibrillen vorstellen, dass aber die anliegenden Zellen, die mit jenem nur lose durch Fortsätze verknüpft sind, nicht den eigentlichen kernführenden Leib der Muskelzelle zeigen, sondern dass es Nervenzellen sind, ähnlich solchen, wie wir sie an den Papillenzellen desselben Rüssels beschrieben. Es wäre mithin auch die Zelle am Kreuzungspunkte der diagonalen Fibrillen eine Nervenzelle.

Das Hindernis, welches einer exacten Erklärung der eigenthümlichen Bilder im Wege steht, besteht darin, dass ich niemals in jenen feinsten, längs und rings verlaufenden Fibrillen in einem Bilde einen Kern sah und außerdem noch die große Zelle an ihnen. Nie fand ich solch merkwürdige große Zellen an den diagonalen Fibrillen — ich glaube demnach, dass die Zellen am Kreuzungspunkte dieser den kugeligen Zellen an den Ring- und Längsfibrillen entsprechen.

Dazu kommt, dass ich über die Innervirung des Rüsselmuskelschlauches der Eupolien nichts habe auffinden können.

Studien zum centralen Nervensystem.

Um dasselbe zu studiren, habe ich es vortheilhaft gefunden, einfach ein kurzes Stück einer injicirten Nemertine mäßig unter dem Deckglas zu pressen. Man wird alsdann einen Einblick in den Bau des Lateralnerven eher und besser bekommen, als wenn man denselben aus dem Körper herauspräpariren wollte, eine Manipulation, die, wenn sie auch nicht schwierig ist, so doch immer Zeit genug kostet, dass während derselben die Feinheiten der Färbung verloren gehen; und so viel ich erfahren habe, wird die Vollkommenheit der

Digitized by Google

Färbung sogar stärker beeinträchtigt, als es der geringe Zeitverlust erklären könnte — ich glaube durch Berührung der injicirten Gewebe mit Stahlinstrumenten. Diese vermied ich und suchte sie, wenn ich präpariren musste, durch Stachel und Spatel von Horn zu ersetzen. Am Seitenstamm z. B. eines *Cerebratulus marginatus* fällt es sofort auf, dass nicht die gesammte Centralsubstanz, sondern nur ein Theil derselben durch das Methylenblau tingirt ist. Ähnlich wie im Rüsselnerven haben sich in der Gesammtmasse der Central- oder Punktsubstanz, um diese allbekannte Bezeichnung für den fibrillären Theil des Nervensystems der Wirbellosen anzuwenden, nur bestimmte Züge gefärbt. So viel Seitenstämme man immer untersuchen wird, man wird immer dieselben Züge wieder gefärbt finden, d. h. im Seitenstamm des noch lebenden Körpers. Eine Färbung der gesammten Punktsubstanz ist eine postmortale Erscheinung. Die Züge bilden in der Fibrillenmasse einen Strang für sich, analog dem Centralstrang der Rüsselnerven. Doch sind es im Seitenstamm von *Cerebratulus marginatus* ihrer zwei. Der eine, peripher gelegene, ist tief blau gefärbt, der andere, centrale, hat aber nur eine hellblaue Färbung angenommen. Außer diesen beiden Strängen tingiren sich die Ganglienzellen, die die Seitenstämme bekanntlich als eine obere und untere Schicht bekleiden. Ein lateraler und medialer Ganglienbelag fehlt (Taf. 15 Fig. 25 u. 26).

Es sind die Ganglienzellen, die Centralstränge und ihre gegenseitigen Beziehungen zu besprechen.

Die Ganglienzellen sind blaue Birnen von verschiedener Größe. Ich habe früher[1] am Seitenstamm ihren Dimensionen gemäß drei Arten unterschieden: 1) mittelgroße als Art II — die kleinen, Art I, kommen ausschließlich dem Gehirn zu —; 2) große, Art III, und 3) colossale, Art IV, letztere als Neurochordzellen. Diese drei Arten bringt auch die neue Färbemethode zum Ausdruck. Alle Ganglienzellen sind unipolar, d. h. sie besitzen nur einen einzigen Fortsatz, und dieser wendet sich, so viel ich constatiren konnte, immer in die Centralsubstanz der Seitenstämme. Die Ganglienzellen sind in ein lockeres Hüllgewebe eingebettet, das sich nicht gefärbt hat, aber von Natur eine gelbe bis röthliche Färbung in Folge von eingelagerten Pigmentkörnern besitzt. Die Fortsätze der Ganglienzellen mit Ausnahme derjenigen der Neurochordzellen, von denen ich noch reden werde, zeigen perlschnurartige Verdickungen, die bei den dünneren nur

[1] Op. cit. pag. 106.

Digitized by Google

Körnchen gleichen. Die Fortsätze, die Stammfortsätze nach RETZIUS, sind in der Centralsubstanz auf lange Strecken weiter zu verfolgen. Viele derselben legen sich zusammen zu einer Gemeinschaft, sie bilden schon Faserzüge und diese erst schließen sich dem Centralstrang und zwar dem intensiv gefärbten an; viele streben einzeln für sich direct jenem zu und verlieren sich in ihm, d. h. sie entziehen sich im Centralstrang dem Auge des Beobachters. Die Fortsätze der kleineren Ganglienzellen verfolgen wir als gekörnte Fibrillen, die der größeren als ziemlich dicke Fäden mit recht beträchtlichen Anschwellungen.

Weil sämmtliche Fortsatzfibrillen, wie ich die Stammfortsätze der Ganglienzellen I—III nennen möchte, in den Centralstrang übergehen, da, wie wir ferner sehen werden, die austretenden Nervenfasern (Analoga der Nervenfasern der Spinalnerven) nur vom Centralstrang entspringen, so ist dieser nichts Anderes als das Bündel der Stammfortsätze der Ganglienzellen und vollständig eine dem Centralstrang im Rüsselnerven gleichartige Bildung. Die Neurochordzellen entsenden den einzigen Fortsatz gleichfalls in die Centralsubstanz des Seitenstammes. Derselbe ist aber, wie auch die Neurochordzelle, nur hellblau, wasserblau, um den Eindruck der Präparate wiederzugeben, gefärbt. Er stellt nicht eine feine Fibrille dar, die sich schwer messen ließe, sondern einen wenn auch sehr feinen Cylinder. Seine Contouren aber sind rauh, zackig, wie zerfasert. Es charakterisiren ihn nicht die perlschnurartigen Verdickungen, die an den Stammfortsätzen der anderen Ganglienzellen so sehr auffallen. Sein Stammfortsatz, ein Fortsatzcylinder, ist gleichfalls weit im Seitenstamm hinauf oder hinab zu verfolgen, bis er sich dem mehr central gelegenen Bündel der hellblauen Stammfortsätze anschließt. Dem ersten Abschnitt des Stammfortsatzes, demjenigen, welcher noch außerhalb der Centralsubstanz liegt, entsprechend ist auch der Fortsatzcylinder der Neurochordzelle in seinem weiteren Verlauf innerhalb der Centralsubstanz zu beschreiben: als mit zackigen Contouren versehen, der Verdickungen ermangelnd. So erscheint der ganze hellblaue Strang, zu dem sich die Stammfortsätze der Neurochordzellen zusammenfügen, nur aus eben solchen Cylindern zusammengesetzt, die sich deutlich in ihm einzeln abheben. Dieser hellblaue Strang ist derjenige der Neurochorde.

Die nervösen Fibrillen der Centralsubstanz, mit welchen die Ganglienzellfortsätze in Verbindung treten, sind in der Regel in ihrer ganzen Länge außerordentlich fein und gleichen zartesten Fäden,

Digitized by Google

an denen die Verdickungen, die hier oft prismatische Formen zeigen, wie Perlen aufgereiht sind. Nur stellenweise sind sie in manchen Abschnitten dick angeschwollen, so dass man sie mit den Neurochorden verwechseln könnte, wenn sie sich nicht immer viel intensiver als jene färbten. Nichtsdestoweniger hat man Fortsatzfibrillen von verschiedener Feinheit. Die der größeren Ganglienzellen sind nicht so fein, wie die der kleineren, die sich in ganz außerordentlich zarten Fasern fortsetzen.

Um in den Bau des Seitenstammes einzudringen, ist es vortheilhaft, einen Körperabschnitt nach der Angabe von Retzius mit Glycerin, dem etwas pikrinsaures Ammoniak zugesetzt ist, aufzuhellen; ich wandte das Glycerin in fast concentrirter Lösung auch ohne jenen Zusatz mit gutem Erfolg an. Dann wird man von der Structur der Centralsubstanz oft ein vorzügliches Bild bekommen, man wird ein und dieselbe Nervenfaser viele Millimeter lang im Auge haben und nicht selten am einen Ende eines Seitenstamm-Bruchstückes (ich hatte solche von 1—2 cm Länge unter dem Mikroskop) ihre Verbindung mit der Ganglienzelle constatiren können, am anderen Ende aber sie austreten und als Faser, die in den Hautmuskelschlauch hineindringt, sogar in diesem noch halbwegs bis zur Körpermitte weiter ihre Bahn ziehen sehen[1]. Aber ich constatirte auch, dass der Fortsatz einer Ganglienzelle in eine Faser der Centralsubstanz überging, die unmittelbar darauf aus dem Seitenstamm abging (Fig. 25).

Wenn ich von einer Fortsatzfibrille oder einem Fortsatzcylinder sprach und es vermied, an Stelle dessen durchweg vom Stammfortsatz zu reden, oder sagte, der Fortsatz der Ganglienzelle trete mit der Fibrille oder Faser der Centralsubstanz in Verbindung, so geschah dies, um einen gewissen augenscheinlichen Gegensatz anzudeuten, durch den sich Ganglienzellfortsatz und Fortsatzfibrille oder -Cylinder, d. h. ein kurzer Abschnitt des in die Centralsubstanz eintretenden Ganglienzellausläufers auch noch innerhalb dieser von einem bei Weitem längeren Fortsatz (eben der Fortsatzfibrille oder dem Fortsatzcylinder) recht häufig unterscheiden lassen. Die Fibrille der Centralsubstanz stellt nicht dem Bilde nach einfach im Seitenstamm der Nemertinen den verlängerten Stammfortsatz der Ganglienzelle dar (Fig. 26 *x*, *y* u. Fig. 27). Nämlich der

[1] Es ist zu bemerken, dass die Figuren (Taf. 15 Fig. 24 u. folg.), auf denen derartige Bilder wiedergegeben wurden, um Raum zu sparen, in der Längsausdehnung sehr verkürzt wurden.

Digitized by Google

Fortsatz einer Ganglienzelle verjüngt sich in der Centralsubstanz oft bis in eine recht feine Spitze und tritt mit dieser an die Fibrille heran, die häufig diesen Stammfortsatz überhaupt, jedenfalls aber sein verjüngtes Ende sehr an Dicke übertrifft. Merkwürdig ist besonders die starke Anschwellung, welche die Fibrille an dem Punkte, wo sie mit dem Stammfortsatz zusammentrifft, fast regelmäßig besitzt. Auch die Art, wie Stammfortsatz und Fibrille mit einander verschmelzen, ist eigenthümlich. Da fügt es sich oft, dass der sanfte Übergang mittels einer Curve, mit welcher der Stammfortsatz umbiegen sollte, um in der zum Eintritt entgegengesetzten Richtung als Fibrille (Faser) weiterzuziehen, ganz fehlt; sondern im spitzen Winkel selbst treffen sich vielfach Fortsatz und Fibrille. Charakteristisch schon ist es, dass man überhaupt in zahlreichen Fällen scharf den Punkt kennzeichnen kann: hier hört der Stammfortsatz der Ganglienzelle auf und es beginnt hier die Nervenfibrille der Centralsubstanz des Seitenstammes. Diese Fibrille durchzieht die Centralsubstanz des Seitenstammes in gleicher Stärke. Sie gabelt sich nicht, sie löst sich nicht auf, sie bildet weder ein Maschenwerk noch anastomosirt sie mit ihres Gleichen. Sie documentirt sich stets als ein einziger dünner oder dicker Faden. Aber sie giebt äußerst feine Fädchen ab, so fein, dass sie die Zeichenfeder noch immer zu dick darstellt. Diese Nervenfaserästchen, welche meist rechtwinklig von ihr rings ausstrahlen, erscheinen wie punktirt. Sie verästeln sich, die Ästchen zeigen wie die Fasern selbst die an der peripheren Nervenfaser so oft auffälligen zickzackartigen Knickungen. Sie durchflechten den Centralstrang und durchsetzen auch die übrige Masse der Centralsubstanz des Seitenstammes. Es sind die Nebenfortsätze, welche freilich anders aussehen als die von Retzius[1] gezeichneten der Stammfortsätze im Bauchmark von *Astacus fluviatilis*. Unsere Nebenfortsätze entspringen den Verdickungen der Fibrillen. Starke, kurze Äste, wie knorrige Verdickungen aussehend, entspringen von den unregelmäßigen Anschwellungen am Verschmelzungspunkte von Stammfortsatz und Fibrille oder auch sonst ab und zu von besonders starken Verdickungen im Verlaufe der Fibrillen, dann auch kleine kolbenartige und knollige Anhängsel bildend (Fig. 26 u. 27). Ich glaube auch, sie als Nebenfortsätze deuten zu müssen im Sinne von Retzius. Nichts von Nebenfortsätzen, überhaupt nichts von Verzweigung habe ich an den Neurochorden nachzuweisen vermocht. Ich habe auch

[1] Op. cit. Taf. 3.

Digitized by Google

in keinem Falle den Abgang eines solchen in die Körperwand beobachten können, obwohl ich mein besonderes Augenmerk auf diesen Punkt gerichtet hatte.

Schließlich muss ich noch hinzufügen, dass eine Nervenfibrille der Centralsubstanz nicht immer ausschließlich zu einer Ganglienzelle zu gehören scheint. So sah ich zweifellos, dass einmal die Fortsätze von zwei großen Ganglienzellen sich an die bewusste Endanschwellung der Fibrille hefteten, sich also die Fortsatzfibrille, die als einziger Faden fortlief und lange verfolgt wurde, gewissermaßen in zwei Stammfortsätze von Ganglienzellen gabelte (Fig. 26 *y*). — Aber vor Allem fand ich, dass sich an eine sehr feine Fibrille, deren Verknüpfung mit einer Endganglienzelle ich constatirt hatte, in ihrem Verlaufe noch mehrere Stammfortsätze anderer Ganglienzellen anschlossen und sich jedes Mal mit einer Verdickung an sie hefteten. Es ist kaum ein Irrthum möglich gewesen, denn durch Hin- und Herschieben des Deckglases konnte ich die Elemente des Seitenstammes ziemlich beträchtlich verziehen, Fibrillen und Stammfortsätze spannen und zerren, Manipulationen, die zur Orientirung das Beste thun. In diesem Falle verzog sich mit den Ganglienzellen und deren Fortsatz gerade die Fibrille mit, an die ich dieselben angeheftet gefunden hatte. Es ist diese Beobachtung nicht selten gewesen; so finden wir auch bei der Untersuchung des Seitenstammes von *Eupolia delineata* jene eigenthümlichen Verhältnisse auf. Zur Controlle meiner Untersuchungen des Seitenstammes von *Cerebratulus marginatus* habe ich auch außer denen von *Eupolia delineata* jene von *Drepanophorus* und *Nemertes gracilis* untersucht. Ich fand zwar theilweise andere Bauverhältnisse, sonst aber eine Bestätigung der vorgetragenen Beobachtungen.

Meine Tinctionen des Gehirnes ließen zu wünschen übrig. Nur einige hübsche Färbungen des Ganglienbelages setzen mich in die Lage, hier noch einmal versichern zu können, dass derselbe gleichfalls nur aus unipolaren Zellen besteht.

Untersuchungen über das Nervensystem der Körperwand.

Hubrecht[1] beschrieb bekanntlich bei verschiedenen waffenlosen Nemertinen eine periphere Nervenschicht zwischen Ring- und äußerer Längsmuskulatur. In meinen histologischen Untersuchungen kam ich

[1] The peripheral nervous system etc. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 20. 1880.

Digitized by Google

seiner Zeit zu der Überzeugung, dass diese Schicht mit aus den Elementen des Bindegewebes sich zusammensetzt, das ich als ein besonderes Hüllgewebe, als pigmentführendes Hüllgewebe, dem Neurilemma gegenüberstellte und von diesem scharf trennte.

Meine jetzigen Untersuchungen haben mir gezeigt, dass ich früher richtig gesehen habe. Die periphere Nervenschicht besteht in der That aus dem nämlichen Hüllgewebe, das in einer Modification die Ganglienzellen, in der anderen, wie ich es früher angeben konnte, die Nervenfibrillen der Centralsubstanz einbettet. Es ist bei manchen Nemertinen sehr stark pigmentirt, so bei *Borlasia Elizabethae*, wo, wie die Seitenstämme, eine feine Schicht zwischen Ring- und Längsmuskulatur blutroth aussieht. Dies Gewebe ist auch nicht auf die dünne Schicht beschränkt, es durchsetzt auch die Muskelschichten.

Aber dieses pigmentirte Hüllgewebe birgt die Nerven: denn dass die den Seitenstämmen entspringenden Nervenfibrillen unserer Anopla zwischen Ring- und Längsmuskulatur eindringen, wurde bereits im vorigen Abschnitt gesagt. Eben so ist hervorgehoben worden, dass ich diese Nervenfibrillen in anderer Richtung oft bis an eine Ganglienzelle verfolgen konnte.

Die Nervenfibrillen gehen unter einem stumpfen Winkel aus dem Seitenstamm ab, die vom Schwanzende kommenden Fibrillen treten in der Richtung nach vorn aus, umgekehrt die von vorn nach hinten ziehenden. Beide Arten kreuzen sich daher, da der Austritt der Nervenfibrillen in ganz hervorragender Weise einseitig in derselben Ebene unter derselben Neigung erfolgt; man könnte sagen, die Fibrillen bilden einen Kamm am Seitenstamme, dessen Zähne über Kreuz stehen. Der Ringmuskelschicht sich anlegend, stellen sie ein Gitterwerk mit gekreuzten Stäben dar.

In der Regel trat nur je eine Nervenfibrille am selben Punkte aus dem Seitenstamme heraus; nur selten beobachtete ich den gleichzeitigen Abgang von zwei und höchstens drei. Wie wir große und mittelgroße Ganglienzellen und demgemäß feine und sehr feine Fibrillen in der Centralsubstanz unterscheiden, so sehen wir zwei durch ihre Stärke verschiedene Nervenfaserarten dem Seitenstamm entspringen. Beide aber machen den gleichen seltsamen Eindruck durch die perlschnurartigen Verdickungen, die auch an ihnen, und zwar noch viel reichlicher als an den Nervenfibrillen in der Centralsubstanz, aufgereiht sind (Fig. 24).

Aber es sind nicht allein Verdickungen, die auch diese charakterisiren, sondern birnförmige Anhängsel, welche oft die Größe der

Digitized by Google

Ganglienzellart, zu der die stärkeren Nervenfasern schließlich hinführen, erreichen. Die feinen Fasern besitzen entsprechend winzige Anschwellungen und Anhängsel, die aber dagegen sehr dicht aufgereiht sind. Die hängenden Birnen mit dem kurzen Stiel und die kugligen oder ovalen dicken Anschwellungen, als welche jene Gebilde, die den Nervenfasern unmittelbar angedrückt sind, auch oft erscheinen, sind Zellen, in denen ich habe Kerne nachweisen können (Fig. 28). Sollten diese Zellen, welche der Nervenfaser anliegen, einer Scheide, welche um dieselbe gebildet ist, angehören? Eine solche nachzuweisen ist mir freilich bei der Feinheit auch der stärkeren der Nervenfasern nicht gelungen, indess wüsste ich kaum, wie sie anders zu deuten wären.

Das letzte Ende einer Nervenfaser, das ich immer nur constatiren konnte, war eine feine Spitze, in die sie sich schließlich auszog, nachdem sie sich schon mehr und mehr verjüngt hatte; diese Spitze endigt in der Muskulatur. Ich habe also an der Fibrille weder in ihrem Verlaufe noch am Ende eine Art Verzweigung feststellen können; letzteres wird wahrscheinlich ein Mangel der erzielten Färbung sein, den es mir leider nicht bei *Cerebratulus* und *Eupolia* zu beseitigen gelang. Indess bei einer bewaffneten Nemertine, *Drepanophorus rubrostriatus*, bekam ich sehr schön die Innervirung querer Muskelzüge, welche die Kopfspitze vor dem Gehirn durchsetzen. Genau verfolgte ich drei Nervenfasern, welche medial vom Seitenstamme hinter dem Gehirn abgingen. Sie zogen über dasselbe hinweg nach vorn und verästelten sich zwischen den Muskelzellen jenes Muskelzuges. Die Ästchen besaßen beträchtlich große Anschwellungen, mit denen sie entweder endigten, oder von denen nur noch ein winziges Fäserchen ausstrahlte. Sie waren außerdem auch mit Knötchen besetzt. Aber auch vor der Verästelung besaßen die Nervenfasern varicöse Verdickungen. Von Retzius' Zeichnung der Innervirung quergestreifter Arthropodenmuskeln weicht die bei dieser Nemertine studirte im Schema nicht ab (Taf. 15 Fig. 30).

Ferner orientirte ich mich über den Bau des großen Rückennerven. Dieser ist wie ein Rüsselnerv gebaut. Es gehen von ihm jene seitlichen Faserzüge ab, die von Hubrecht als metamere beschrieben wurden, von deren Art des Abgehens ich aber einen solch regelmäßigen Eindruck nicht bekommen konnte. Der Rückennerv besteht vor Allem aus dem im Rüsselnerven besprochenen und gewürdigten Bindegewebe mit den großen kugligen Kernen; auch die Gewebsmassen, die seitlich von ihm so zu sagen ausfließen, sind nichts

Digitized by Google

Anderes. Aber auch der Rückennerv führt nervöse Fasern, die theils vom Gehirn stammen, theils aber einem eigenen, freilich sehr dünnen Belag unipolarer Ganglienzellen zugehören. Ich habe den großen Rückennerven von *Polia delineata* genauer studirt und, wie aus dem kurz Gesagten hervorgeht, gefunden, dass er einen dem Rüsselnerven äußerst ähnlich gebauten nervösen Strang darstellt.

Heute erkläre ich mir auch die Beobachtung, welche ich früher öfters an Schnitten machte, wie nämlich aus der Centralsubstanz des Seitenstammes an vielen Stellen direct ein Theil der Gewebsmasse herausgedrungen ersehien und dieser in die periphere Nervenschicht hinein zu verfolgen war. Damals glaubte ich, dies Bild als eine Art Communication der Centralsubstanz des Seitenstammes mit jener Schicht deuten zu müssen. Aber es ist nichts Anderes, als wenn sich von einem Rüsselnerven ein mächtiger Strang loslöst und zu einem anderen hinantritt. Denn das austretende Gewebe ist Bindegewebe, das wie dort Brücken, Anastomosen bildet, hier zwischen Seitenstamm und großem Rückennerven und selbst von Seitenstamm zu Seitenstamm.

Kritik und Schluss.

Nicht eine Kritik über die Nervenlehre der Wirbellosen in ihrer heutigen Entwicklung werde ich mich unterfangen, auf die vorausgehenden wenigen Blätter hin zu üben, sondern vielmehr eine Kritik meiner Darstellung nachholen, die objectiv gehalten wurde, um ihren Gang nicht durch die fortgesetzt eingestreuten Wenn und Aber zu unterbrechen, aus der indessen vielleicht Mancher mehr und Anderes herausliest als mir lieb wäre. Da mir das Nervensystem der Nemertinen durch eine andere Untersuchungsmethode gut bekannt ist, so werde ich sie weniger zaghaft üben dürfen, als es ohne dies wohl möglich wäre, und sicherer den Kern der Untersuchung herausschälen.

Eins greife ich sofort heraus, was ich vorhin nur streifte: es frappirte, wenn durch das Methylenblau in der Papillenschicht des Rüssels in jeder Papille eine gewisse Anzahl von Zellen sich färbt, die sich durch ihren Bau nicht von den übrigen Zellen der Papille unterscheiden und ihrem Wesen nach wie jene eine Art Drüsenzellen sind. Es ist besonders merkwürdig, dass sich nur die gewisse Anzahl bei allen Nemertinenarten bei fast allen Wiederholungen wieder einstellt. Bei *Polia delineata* habe ich indess, wie angedeutet, Injectionspräparate bekommen, wo in vielen der Papillen mehrere

Digitized by Google

(2, 3 und 4) Zellen mitsammt der angepressten Nervenzelle sich tingirt hatten. Dies Verhalten hat mir einen Fingerzeig gegeben, es hat mir einen gleichzeitigen Nachtheil und Vortheil der Methylenfärbung aufgedeckt. Die Färbung ist eine partielle: es färben sich nicht sämmtliche Elemente auf einmal, sondern nur einzelne, diese jedoch vollkommen, wie es sich durch ihren Bau selbst ergiebt und durch fortgesetzte wiederholte Untersuchungen bestätigt wird.

So müsste bei *Amphiporus marmoratus* sich ein noch dichterer Ganglienbelag im Rüssel, nach Schnitten durch denselben zu urtheilen, durch die Färbung darstellen lassen, als er erschien und so gezeichnet wurde; man würde in den Seitenstämmen eine bei Weitem größere Menge von Ganglienzellen zu erwarten haben, wenn sich sämmtliche des Belags gefärbt hätten. Aber wiederhin ist die Fülle des gefärbten Zellmaterials bei den verschiedenen Individuen durchaus proportional. So hat *Drepanophorus serraticollis* thatsächlich, wie es auch schon durch Schnitte zu illustriren ist, eine dünnere Ganglienzellreihe zwischen einem Paar von Rüsselnerven als *Amphiporus marmoratus*; der *Drepanophorus* nov. sp. mit der geringen Anzahl von Nerven hat dagegen eine bei Weitem dichtere als sein Verwandter, er zeigt sogar zwei Reihen zwischen je einem Nervenpaare; es wird also das Verhältnis der Quantität sehr gut auch durch die Methylenblaufärbung zum Ausdruck gebracht. Indem die Färbung aber keine totale ist, besitzt sie einen größeren Werth als sie in ihrer ganzen Vollkommenheit haben würde, da die Elemente, einzelne Zellen und Fasern, zum Ausdruck kommen und nicht ihre Gesammtheit als eine schwarzblaue unauflösbare Masse. Es wird — ich darf dies in Hinblick auf meine früheren Untersuchungen sagen — nichts durch die Färbmethode verschwiegen, nur werden uns gewissermaßen nur Beispiele vorgeführt. Sind so von den drei Arten der Ganglienzellen im Lateralnerven vielleicht in einem gewissen Abschnitt 100 der mittleren, 40 der größeren und 8 der Neurochordzellen factisch vorhanden, so sah ich nur drei Viertel derselben, 75, 30, 6.

Lehrreich ist es jedenfalls, und für die Beurtheilung der Färbung von Werth, zu controlliren, wie sie im injicirten Gewebe eintritt. Sie setzt an allen Punkten zugleich ein, die Ganglienzellen tauchen überall auf, und nach und nach wird die Schicht, die Reihe, die sie bilden, dichter und dichter. Also die Färbung unserer Objecte war meistentheils in einem gewissen Stadium stehen geblieben; nicht dass ich ihren Fortschritt voreilig unterbrochen hätte, ich habe mit Geduld und allen Graden von Dosen der Injectionsflüssigkeit experi-

Digitized by Google

mentirt, indess hat sich die Erhaltung der Gewebe verschlechtert, die Färbung nicht vervollständigt. Ich glaube nun nicht, dass Jemand sagen könnte, auch die theilweise Färbung der Nerven selbst, so der Rüsselnerven, so wie die theilweise Tinction der gesammten Centralsubstanz der Seitenstämme, in welchen in beiden Fällen nur die Centralstränge sich stark, bezw. allein tingirten, erkläre sich durch unvollständige, partielle Färbung, wie ich sie vorhin nannte. Dem ist zu entgegnen, dass der Bau der Centralstränge eben so klar auf ein Bündel von längsziehenden Nervenfibrillen hinweist wie die ungefärbte Substanz auf ein verfilztes Bindegewebe, dass ich ferner jene schon früher als Wurzelbündel und Stränge der Neurochorde beschrieben habe. Ob sich dagegen sämmtliche Fibrillen eines Centralstranges gefärbt haben, ist eine andere Frage.

Doch ich komme nach dieser Auseinandersetzung auf die Papillenzellen, welche dazu den Anlass gaben, zurück und bemerke, dass ich mich nicht im geringsten auf ihre Anzahl steife. Ja, ich glaube vielmehr, dass eine jede Zelle der Papille gleich organisirt ist, wie die durch die Färbung herausgehobenen, jede einen Nervenapparat vorstellt. Von den Zellen des vorderen Rüsselcylinders, die mit der Außenwelt in Berührung kommen, ist das auch leicht zu verstehen. Und die Zellen im hinteren Cylinder, die immer in der Rüsselcavität geborgen sind? Sie werden gerade zur Zeit, wo der Rüssel als Waffe functionirt, das Secret reichlich absondern, das durch den Ductus ejaculatorius mit dem Stilett zugleich ausgestoßen wird, denn dasselbe ist nicht in so großen Mengen im hinteren Cylinder oder der zwiebelförmigen Blase vorräthig, wie es ausgespritzt wird. Also gehören doch Nerven als Erreger den Zellen auch des hinteren Rüsselcylinders zu. Diese Erklärung lässt sich auch auf die entsprechenden Verhältnisse bei den Arten von *Eupolia* anwenden. — Die Papillenzellen des vorderen Cylinders im Rüssel der Nemertinen wirken unmittelbar, die im hinteren erst mittelbar.

Eine Beurtheilung vieler Ergebnisse der Färbmethode wurde mir durch das frühere gleiche Studium, wie gesagt, erleichtert. Den Nervenapparat des Rüssels hatte ich schon früher auf der Basis von Beobachtungen älterer Autoren eingehender studiren können. Auch hinsichtlich des Centralnervensystems fand ich größtentheils bereits Gesehenes bestätigt. So überzeugte ich mich wieder von dem alleinigen Vorkommen unipolarer Ganglienzellen, ich verfolgte ihren Fortsatz in der Centralsubstanz, ich sah ihn als eine Faser sich dem Centralstrang beimischen und aus diesem heraus in den Hautmuskel-

Digitized by Google

schlauch treten. Den Centralstrang habe ich früher als »Wurzelbündel« der Nervenzweige des Seitenstammes beschrieben, ich hatte mich von ihm bereits an Längs- und Querschnitten überzeugt. Nur hinsichtlich der Neurochorde war ich zu anderen Ergebnissen gekommen. Ich glaube nunmehr, dass auch diejenigen der unbewaffneten Formen einen einzigen Achsencylinder vorstellen, welcher sich nicht in mehrere theilt, wie ich dies hatte schon früher bei den bewaffneten angeben müssen.

Von größtem Werthe aber waren für mich die Ergebnisse, welche Retzius durch dieselbe Methode gewonnen hatte. Buchstäblich dasselbe erwarten, hieße der Mannigfaltigkeit der Organisation auch dieses Organsystems bei verschiedenen Thiergruppen, noch dazu so entfernt stehenden, wie Crustaceen und Nemertinen, wenig Rechnung tragen; aber es wäre auch eine tiefe Unterschätzung der erfahrungsmäßig überall verwandten Principien, ex fundamento auf anderes »Neues« gespannt zu sein. Geleitet von den Untersuchungen Retzius' fasse ich vergleichsweise zusammen.

Die Ganglienzellen der Nemertinen sind einzig unipolar wie bei *Astacus*, wo auch die scheinbar bi- oder multipolaren medianen Zellen nur einen Stammfortsatz besitzen. Der Stammfortsatz entspricht morphologisch unserer Fortsatzfibrille. Die Fibrille giebt feinere Äste ab, die man im Vergleich zu ihrer Dicke als ungleichwerthige bezeichnen muss. Diese meist rechtwinklig entspringenden Äste entsprechen den Nebenfortsätzen bei Retzius. Nur ist hinzuzufügen: bei *Astacus* gehen, wie ich mich bei Retzius orientirte, die Nebenfortsätze (relativ wenige) nur im Anfangsabschnitte des Stammfortsatzes ab, bei *Cerebratulus* sah ich sie auf einer langen Strecke entspringen; in Folge dessen waren ihrer sehr viele. Der Nebenfortsatz besitzt bei *Cerebratulus* nur sehr kleine Körnchen und unterscheidet sich damit auffallend von dem von *Astacus*, dessen Zweige unzählige und relativ starke Verdickungen haben. Nur die Anfangsabschnitte der Fibrillen im Seitenstamme haben kurze knorrige Äste mit Verdickungen, welche aber den Nebenfortsätzen von *Astacus* unähnlicher sehen als die erst beschriebenen. Dagegen besitzen die Fibrillen selbst dicht gereihte perlschnurartige Verdickungen, und es will mir scheinen, dass auch durch diese jener Contact der Fibrillen unter einander bei *Cerebratulus* hergestellt wird, der durch die Verdickungen der Nebenfortsätze bei *Astacus* die Verbindung der nervösen Elemente unter einander besorgen soll. Es gelang mir, die peripherisch aus dem Seitenstamm abgehenden Fibrillen in Verbindung mit den

Digitized by Google

Ganglienzellen nachzuweisen, entsprechend wie Retzius in die peripherisch abgehenden Nervenzweige der Ganglien Stammfortsätze der Ganglienzellen als peripherische Nervenfaser eintreten sah. Ich musste indess betonen, dass zwischen zwei Abschnitten des Stammfortsatzes (im Sinne von Retzius) bei *Cerebratulus* zu unterscheiden ist, ich redete daher von einem Ganglienzellfortsatz und einer Fortsatzfibrille.

Retzius sagt, dass die Nervenfasern von *Astacus* und *Homarus* eine Scheide ohne Myelin und Einschnürungen, der außen Kerne anliegen, haben; ich glaube auch der Nervenfaser von *Cerebratulus* eine solche zuschreiben zu müssen, der jene Zellen angehören, welche die Nervenfasern begleiten, ihnen anhängen oder angedrückt sind.

Die Verzweigung der Nervenfibrillen an Muskelfasern sah ich bei *Drepanophorus* in ganz ähnlicher Weise, wie es Retzius von Nervenfasern, die er an thoracalen Muskelfasern des Flusskrebses verfolgt hat, abbildet. Wesentlich ist die Centralsubstanz (Punktsubstanz) des Seitenstammes von *Cerebratulus* von der des Bauchmarkes von *Astacus* im Bau verschieden. Ich musste das ganz enorme Vorwiegen der bindegewebigen Grundsubstanz im Seitenstamm hervorheben. Es fehlt die Art der Verästelung der Nebenfortsätze wie bei *Astacus*, wo die gesammte Masse der Centralsubstanz gerade aus den Nebenfortsätzen mit ihren Verdickungen wesentlich besteht.

Alles in Allem ist die Übereinstimmung der nervösen Elemente ihrem Bau nach bei jenen Krustern und den Nemertinen unverkennbar sehr groß. Die Anordnung ist natürlich grundverschieden. Hier fehlten die Ganglien und mithin fehlt die Isolirung der Ganglienzellen auf solche Anschwellungen. Das mag manche Differenzirung im Gefolge haben, z. B. den Abgang der Nebenfortsätze nicht nur im Anfangsabschnitt der Fibrille, die geringe Länge und geringe Verzweigung der Nebenfortsätze, die bündelweise Centrirung der nervösen Fibrillen, die perlschnurartigen Verdickungen dieser selbst.

Indem ich die neueste umfangreichere Untersuchung aus dem Gebiete der Nervenlehre der Wirbellosen zum Vergleich mit den Ergebnissen dieser kleinen Studie heranzog, habe ich zugleich Gelegenheit gehabt zu zeigen, wie ich das Gesehene beurtheile und deute.

Die unipolare Ganglienzelle hat sich uns vornehmlich beim Studium der Wirbellosen aufgedrängt, und so viel und andauernd auch ihre Existenz angezweifelt wurde, so hartnäckig ist dieselbe vertheidigt worden.

In neuester Zeit haben wir nun erfahren, dass Zellen, welche

Digitized by Google

bei den Wirbellosen als typisch bi- oder multipolar beschrieben wurden, sich nicht, was die Art ihrer Fortsätze anbetrifft, von den unipolaren unterscheiden. Diese wie jene besitzen einen einzigen Stammfortsatz. Den bipolaren, eventuell auch den multipolaren Charakter bekommt die Ganglienzelle lediglich, indem die Nebenfortsätze an den Zellleib hinanrücken.

Das aber ist eine Erscheinung, der kaum principielle Bedeutung beizumessen ist, und deren Eintreten mit der Lage, welche die Ganglienzelle zur Central-(Punkt-)Substanz einnimmt, der Erfahrung nach zusammenhängt. So ist die multipolare Ganglienzelle ja dort Regel, wo Ganglienzellen und Punktsubstanz vermischt sind, eine Masse bildend; dort aber treffen wir fast ausnahmslos unipolare an, wo Ganglienzellbelag und Punktsubstanz scharf getrennt sind, jener als eine abgegrenzte Schicht diese umgiebt.

Jedenfalls wird man mit den auf die Polarität der Ganglienzellen gegründeten Bezeichnungen, wenigstens bei Wirbellosen, nicht mehr als morphologische Begriffe verbinden dürfen; und es ist vielleicht nur eine Frage der nächsten Zeit, ob man überhaupt wird berechtigt sein, zwischen Ganglienzellen zu unterscheiden, ob man nicht der Ganglienzelle, in welcher Form sie sich uns immer präsentirt, den physiologisch gleichen Werth beimessen muss.

Ich gedenke der Vermuthung Retzius' betreffs des centralwärts gehenden Fortsatzes der cerebrospinalen Ganglienzelle.

Bei den Nemertinen fand ich Zellen zwischen der Nervenfaser und der zu innervirenden Epithelzelle eingeschaltet. Ganz entsprechende Zellen sind ja vielfach meist durch Maceration in allen Thiergruppen festgestellt und erst verschiedenartig benannt worden: Kern, Ganglienzelle, Nervenzelle. Nervenzellen sollte man sie immer nennen, nie aber Ganglienzellen, denn beides sind fundamental verschiedene Gebilde. Die Nervenzelle ist als eine den Reiz leitende Zelle aufzufassen und stellt als solche keine selbständig reagirende dar, im Gegensatz zur Ganglienzelle, die als das eine Ende einer Leitung erregt wird und erregt, und nur in so fern leitet als sie sich anderen Ganglienzellen mittheilt. Es spricht bei den Nemertinen nichts für eine doppelte Ursprungsweise der Nerven.

Am Seitenstamm sieht man zwei Arten von Nervenfasern, die, wie geschildert wurde, jede ungemein kenntlich, nicht mit einer anderen zu verwechseln sind, regelmäßig austreten. Jede Art kann man bis zur Ganglienzelle verfolgen.

Digitized by Google

Es liegt sehr nahe, die dünne Art für sensible, ergo die kleineren Ganglienzellen gleichfalls für sensible, die dickere Faser, die der größeren Zelle entstammt, für motorisch zu halten. Diese beiden Zellenarten besitzt der Seitenstamm jeder Nemertine, während ihm die Neurochordzellen abgehen können. (Wahrscheinlich, ich gedenke dies später einmal nachzutragen, steht die verschiedene Art des Bewegungsvermögens von Vertretern gewisser sonst nahe stehender Nemertinengruppen mit dem Besitz und dem Ausfall der Neurochordzellen in Beziehung.) Die Nervenfasern, welche nun dem Nervennetz entstammen sollen, mussten demnach an allen meinen Objekten sich nicht gefärbt haben. Das kann ich bei meinen sonstigen günstigen Resultaten nicht annehmen, überdies existirt ein Nervennetz im Haller'schen Sinne nicht.

Wie außerordentlich ausgeprägt der Ganglienbelag durch die Masse der höchst charakteristischen kleinsten Zellen dort ist, wo die Nerven der Sinnesorgane entspringen, habe ich schon früher hervorgehoben.

Man ist aber auch genöthigt, anzunehmen, dass im Rüssel, den motorischen und sensiblen Nervenfasern entsprechend (beide wurden nachgewiesen), motorische und sensible Ganglienzellen vorhanden sind, obwohl sie nicht äußerlich als solche durch Unterschiede ihrer Größe sich sondern, wenigstens bei den Enopla nicht, und sich als zwei verschiedene Arten documentiren. Denn der vom Körper losgelöste Rüssel zeigt folgende auffallende Lebenserscheinungen: er windet sich, kriecht, stülpt sich ein und aus, ein Ende schiebt sich tastend aus dem umgestülpten Rüssel vor, es klebt sich fest, es löst sich los — der Gesammtrüssel folgt kriechend.

Das Alles aber erfolgt nicht etwa in mechanischer Weise, sondern in zweckentsprechender, ich möchte sagen, der Rüssel benimmt sich wie ein Thier selbst.

Diese Lebenszeichen, die Tage andauern können, die so energisch und ohne jeden äußeren sichtbaren Reiz selbständig erfolgen, sind mehr als Reflexe, man kann sie nicht durch Nachwirkung erklären, sondern lediglich durch den ungemeinen Reichthum an (unipolaren) Ganglienzellen. Das Nervensystem des Rüssels ist das eines Thieres, und der Muskelapparat des Rüssels ist dem Hautmuskelschlauch nachgebildet. Der Rüssel besitzt Zellen, die als Sinneszellen dienen. So erklären sich die aufgezählten Erscheinungen.

Der Rüssel besitzt ein ausgezeichnetes Nervensystem, aber es ist darum ausgezeichnet, weil es unipolare Ganglienzellen besitzt.

Digitized by Google

Es besitzt eben Ganglienzellen und nicht nur Nervenzellen. Es ist mithin ein Gehirn in seiner Art, und sicher sagt man nicht zu viel, wenn man das Nervensystem des Rüssels mit einem accessorischen Ganglion vergleicht. Wie dieses steht auch das Nervensystem des Rüssels in Beziehung mit dem Gehirn als nervöser Apparat eines Organs, das dem Körper dient, es empfängt zweifellos Nervenfasern und schickt nicht minder sicher dem Gehirn Fortsatzfibrillen zu. Überhaupt wüsste ich nichts, was das Nervensystem des Rüssels und ganz allgemein eines solchen nervösen Apparates, welcher Ganglienzellen besitzt, von einem Ganglion unterscheiden sollte, außer der Concentrirung der Ganglienzellen und in Folge dessen der Fortsatzfibrillen im Ganglion im Gegensatz zur Vertheilung dieser Elemente in einem Nervenapparate, wie ihn der Nemertinenrüssel uns demonstrirt.

Die Erfahrung lehrt, dass Letzteres eine ursprünglichere Organisation sein wird.

Wodurch ist das Gehirn aber ausgezeichnet? Einzig durch seine Beziehungen, so zu den Sinnesorganen, nicht durch seine Elemente selbst; denn die nervösen primitiven Organe haben im Nemertinenkörper sich nicht ausschließlich zu einem Organsystem (Gehirn und Seitenstämmen) concentrirt, sondern sie sind im ganzen Körper und dessen Organen verbreitet; ich wies sie im Rüssel, den Rückennerven und früher am Schlundnerven nach. Mit der Decentralisation der wirkenden Elemente geht natürlich eine solche der vom Nervensystem abhängigen Wirkung Hand in Hand. Dieselbe ist hier im hohen Grade eine örtliche, d. h. directe, vom Centralsystem nur mittelbar abhängige. — Interessant wäre es mir, zu erfahren, wie es mit dem Reichthum des Hectocotylus (an unipolaren) Ganglienzellen bestellt ist.

Neapel, im Mai 1891.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Die Färbung sämmtlicher Objecte wurde vermittels Injection von Methylenblau erzielt und ist größtentheils in entsprechenden Tönen in den Figuren wiedergegeben. Sie wurden gezeichnet bei ZEISS Objectiv A und B mit Oc. 2 und 3. Nur bei der Wiedergabe einzelner Zellen wurde F angewandt.

Tafel 14.

Fig. 1 stellt die Stilettregion des Rüssels von *Amphiporus marmoratus* dar. Es sind nur die 8 vorderen der 16 Nerven eingezeichnet. In ihnen tritt der Centralstrang (*CStr*) als dunkelblaue Linie hervor. Diese werden von einem vorderen Ringe (*v.R*) um das Haupstilett herum zusammengehalten. Hier entspringen die Nerven, welche um die Basis des Hauptstiletts einen Ring bilden. Ein hinterer Nervenring (*h.R*) umschließt den Ausfuhrcanal der zwiebelförmigen Blase (*Z.Bl*). Von demselben gehen von den 16 Nerven Faserzüge (*FZ*) an die Oberfläche der Wand der Zwiebelblase ab, die sich zu einem Ringfaserzug (*R.F.Z*) zusammenschließen. Der hintere Rüsselcylinder (*h.R.Z*) communicirt durch den Ductus ejaculatorius (*Det*) mit dem vorderen Cylinder (*vRZ*). *NSt* Nebenstilett. Die Nervatur der zwiebelförmigen Blase ist stärker vergrößert in
Fig. 2 zur Anschauung gebracht, wo 2 Rüsselnerven, ein Stück des hinteren Nervenringes (*h.R*), die von jenem vor ihr abgehenden Faserzüge (*F.Z*) und deren Ring (*RFZ*) gezeichnet sind. Sowohl von den Faserzügen als auch dem Ringfaserzuge zweigen sich Fibrillen ab, die sich zwischen Muskelzellen drängen (*Fv*), ihnen kommen solche von hinten entgegen (*Fh*).

Fig. 3. *Amphiporus marmoratus.* Vorderer Rüsselcylinder dicht vor dem Stilettapparat. Ein Längsnerv, dessen centraler Fibrillenzug dunkler gefärbt ist, sendet Faserzüge durch die Längs- (*LM*) an die Ringmuskulatur (*RM*). Unter dieser schließen sie sich zu einer Längsbahn zusammen. Zwischen den Ringmuskelfibrillen liegt eine kleinspindelige Verdickung, von der jederseits einige Fasern ausstrahlen. Der Rüssel ist etwas gedrückt, und so ist die Längsbahn, welche, von oben gesehen, genau den Längsnerven decken müsste, seitlich verzerrt. Der Rüssel ist in dieser wie der folgenden Figur umgestülpt gesehen, die innervirte Muskulatur liegt unmittelbar unter der Papillenschicht.

Fig. 4. *Amphiporus marmoratus.* Bezieht sich auf das vorige Bild. System der vom Centralstrang des Rüsselnerven abgehenden Faserzüge innerhalb der inneren Muskelschichten (Längs- und Ringschicht). Es sind außer der schon in Fig. 3 gezeichneten Längsbahn noch links und rechts von ihr je zwei Längsbahnen eingezeichnet, die von jener, der mittleren, stärkeren, ihren Ursprung nehmen und aus denen die wenigen Fasern heraustreten, die zwischen die Ringmuskeln dringen, die Spindel bildend. Über die Buchstaben *a—e* vgl. den Text.

Fig. 5. *Amphiporus marmoratus.* Vorderer Rüsselcylinder. Es sind drei Rüsselnerven dargestellt. In jedem fällt der Centralstrang besonders tingirt auf. Zwischen den Nerven sind wie die Sprossen einer Strickleiter die paarigen Ganglienzellen ausgespannt. Es sind in die Ganglien-

Digitized by Google

zellen die Kerne nicht eingezeichnet. Das Hüllgewebe der paarigen Ganglienzellen und ihrer Fortsätze ist nur in der oberen rechten Ecke einzuzeichnen begonnen. *BgK* Kern des Hüllgewebes.

Fig. 6. Paarige Zellen aus dem vorderen Rüsselcylinder von *Amph. mar.* nach der Fixirung durch pikrinsaures Ammoniak gezeichnet. Das dunkelgefärbte Hüllgewebe lässt die beiden hellblauen Zellleiber scharf hervortreten.

Fig. 7. *Amph. marm.* Ein Abschnitt eines Rüsselnerven aus dem vorderen Rüsselcylinder mit paarigen Zellen und links und rechts einer einzelnen unipolaren Ganglienzelle.

Fig. 8. *Amph. marm.* Hinterer Rüsselcylinder. Es sind 5 Rüsselnerven abgebildet. Zwischen ihnen ist ein auffallendes Flechtwerk fast wie die Nerven selbst gefärbt. Besonders machen sich drei Querstämme bemerklich, deren oberer vom ersten Rüsselnerven rechts, deren mittlerer vom ersten Rüsselnerven links entspringt. Der untere geht von keinem der hier gezeichneten Rüsselnerven ab. In allen Richtungen ziehen von diesen und anderen Stämmen, eben so von dem Rüsselnerven hinweg und zu ihnen hin breitere und schmale blaue Brücken. Sie tragen die Ganglienzellen und ihre Fortsätze.

Fig. 9. Ein Motiv aus dem vorigen Bilde stärker vergrößert. Es wurde nur ein Rüsselnerv dargestellt. Die Mehrzahl der Ganglienzellen liegt einzeln. Es sind drei paarige Zellen, einige einzelne sehr große und viele der kleinen für den hinteren Rüsselcylinder charakteristische Ganglienzellen zu sehen. Einige dieser sind in

Fig. 10 noch stärker vergrößert gezeichnet. *BgK* Kern des Hüllgewebes.

Fig. 11. *Drepanophorus serraticollis*, vorderer Rüsselcylinder. Fünf Rüsselnerven wurden dargestellt. Jeder zeigt den Centralstrang. Die paarigen Zellen liegen minder dicht als im Rüssel von *Amphiporus marmoratus*.

Fig. 12. Ein Motiv aus der vorigen Figur stärker vergrößert. Es treten in den Hüllen die paarigen Zellen gut hervor bis auf die mittleren rechts. Die Zellen decken sich theilweise oder liegen gekreuzt. Die Fortsätze zeigen die charakteristischen Knötchen.

Fig. 13 u. 14. Zwei paarige Zellen eben daher. Fig. 13 während des Verblassens gezeichnet, die Färbung der Hülle ist verloschen. Fig. 14 nach der Fixirung durch pikrinsaures Ammoniak. Die Hülle umgiebt die Zellen, nur ein Fetzen derselben hängt einem der Fortsätze an.

Fig. 15. *Drepanophorus* nov. sp. Vorderer Rüsselcylinder. Bei sehr schwacher Vergrößerung sind die paarigen Zellen nur als minimale Anschwellungen eingezeichnet. Eine zweizeilige Anordnung derselben zwischen einem Nervenpaar ist unverkennbar. Die paarigen Zellen liegen weit zahlreicher zwischen den Nerven als bei *Drep. serraticollis*.

Fig. 16. Zwei paarige Zellen eben daher. Das eine Paar ist aus einander gerückt und wird durch das Hüllgewebe scheinbar zusammengehalten.

Fig. 17. *Amphiporus marmoratus*, hinterer Rüsselcylinder umgestülpt gesehen. Innen liegen die Nerven (*RN*), zwischen ihnen einzelne unipolare Ganglienzellen (*GZ*). Es folgen Längs- und Ringmuskulatur, dann die papilläre Schicht. In dieser (man beachte links den im Profil gesehenen noch etwas vorgequetschten Rand) sind lange schlanke Zellen gefärbt (*REpZ*), die sich ziemlich regelmäßig in der äußeren Rüsselwand vertheilen.

Digitized by Google

Tafel 15.

Fig. 18. *Cerebratulus marginatus.* Rüssel. Es sind der eine Rüsselnerv und zahlreiche Längsanastomosen eingezeichnet.

Fig. 18*a*. Eine Ganglienzelle aus dem Rüssel von *Cerebratulus marginatus* im Verblassen gezeichnet. Der Zellleib zeigt eine concentrische Structur.

Fig. 19. *Drepanophorus* nov. spec. Der vordere Rüsselcylinder ist umgestülpt gesehen. In jede Papille (*RP*) geht ein Nerv vom Rüsselnerven (*RN*), deren zwei gezeichnet sind, ab. *RM* Ringmuskelschicht.

Fig. 20. Einzelne Papillen eben daher, um die Innervation vom Rüsselnerven (*RN*) aus zu zeigen und die tingirten Zellen in der Papille. *CStr* Centralstrang; *BgK* Bindegewebskern.

Fig. 21. Einige Papillen vom vorderen Rüsselcylinder von *Amphiporus marmoratus.*

Fig. 22. *Polia delineata.* Rüsselpapillen (*RP*) von oben gesehen. In jeder ist eine Zelle (*REpZ*) gefärbt, an diese legt sich eine Nervenzelle (*NZ*). *K* Kern der Rüsselpapillenzelle.

Fig. 23. Einzelne Zellen aus Rüsselpapillen von *Polia delineata.* Es ist nur die Nervenzelle blau dargestellt. *K* Kern der Papillenzelle, *NZ* Nervenzelle.

Fig. 23*a*. Zelle aus dem Drüsenepithel des hinteren Rüsselcylinders von *Amphiporus marmoratus.* Die Nervenzelle tritt zwischen die basalen Ausläufer der Drüsenzelle. *K* Kern dieser Zelle. Vgl. Fig. 17.

Fig. 24—28 stellen Abschnitte und Elemente aus den Lateralnerven von *Cerebratulus marginatus* dar.

Fig. 24. Das Stück eines Lateralnerven ist leicht gepresst. Der Ganglienbelag ist in ein Hüllgewebe, das hier grau wiedergegeben wurde, gebettet. Es ist von Natur gelblichroth und hat sich nicht gebläut. Der Strang der Neurochorde (*Nc*) ist hellblau, derjenige der Nervenfibrillen dunkelblau und gekörnt. Von ihm gehen die Zweignerven der Lateralnerven (Spinalnerven) ab. Sie breiten sich an der Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches aus und kreuzen sich, indem sie theilweise schräg nach rückwärts und theilweise schräg vorwärts verlaufen. *NcZ* Neurochordzelle.

Fig. 25. Wie vorher. Ein Abschnitt des Lateralnerven stärker vergrößert dargestellt. Die Ganglienzelle *A* gehört zur Nervenfibrille *a*, die unter einem stumpfen Winkel aus dem Lateralnerven heraus- und in die Muskulatur hineintritt. Eben so sieht man, dass die abgehende Nervenfibrille *b* zur Ganglienzelle *B* gehört. Es befindet sich auch eine Neurochordzelle (*NcZ*) im Ganglienbelag des dargestellten Lateralnervenabschnittes, deren Fortsatz sich dem Strang der Neurochorde (*Nc*) anlegt.

Fig. 26. Es sind zahlreiche Fibrillen meist bis zu den zugehörigen Ganglienzellen zu verfolgen. Die abgehenden Fibrillen sind nicht gefärbt. Besonders stark sind dagegen die Neurochorde tingirt, zu denen der Fortsatz einer Zelle (*NcZ*) hinzutritt. Derselbe ist auch noch, nachdem er sich bereits jenem zugesellt hat, eine längere Strecke gut vermöge seiner dunkleren Färbung zu identificiren. Scharf tritt in *x* und *y* die Art der Verschmelzung von Ganglienzellfortsatz und Fortsatzfibrille hervor.

Digitized by Google

Fig. 27. Zwei Ganglienzellen des Lateralnerven sind nebst den zugehörigen Fibrillen dargestellt.

Fig. 28 giebt ein Bild von den über Kreuz vom Seitenstamm in den Hautmuskelschlauch abgehenden Nervenfibrillen. *Sst.* Seitenstamm (nur angedeutet).

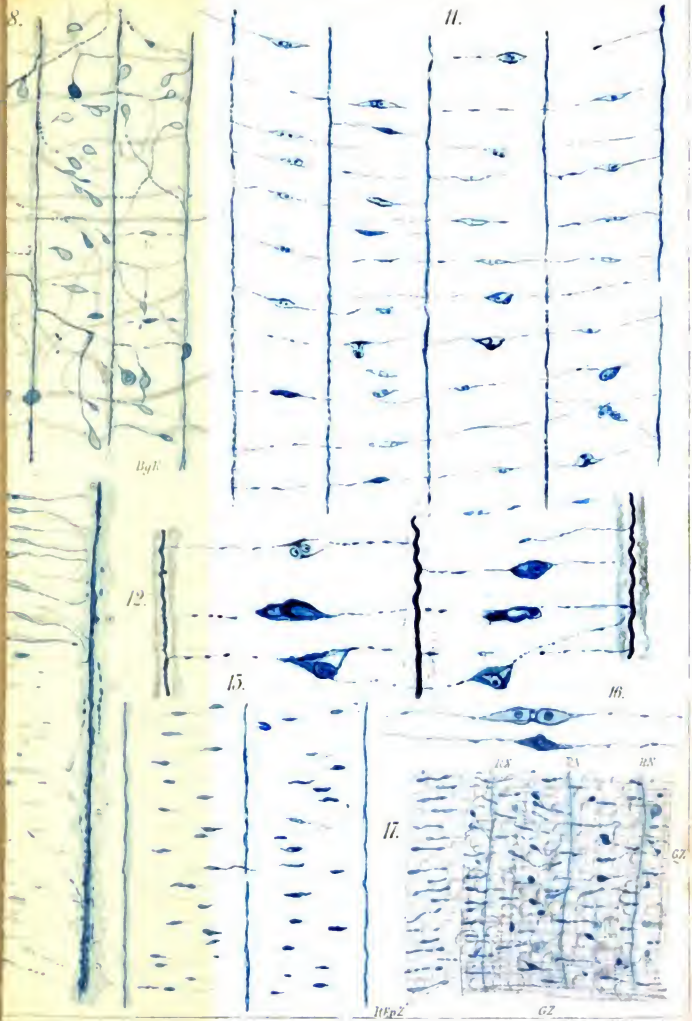
Fig. 29. *Polia delineata.* Aus dem Lateralnerven. Ganglienzellen des Belages im Zusammenhang mit Fibrillen der Centralsubstanz.

Fig. 30. *Drepanophorus rubrostriatus.* Die Endverzweigung einer Nervenfibrille an einem queren Muskelzug in der Kopfspitze vor dem Gehirn. Es wurden seiner Zeit am betreffenden Präparat drei Nervenfibrillen vom Seitenstamm, medial entspringend über das Gehirn hinaus nach vorn bis an den beschriebenen Muskelzug verfolgt, an welchem sie sich in gleicher Weise verästelten, wie es die Figur von der einen zeigt.

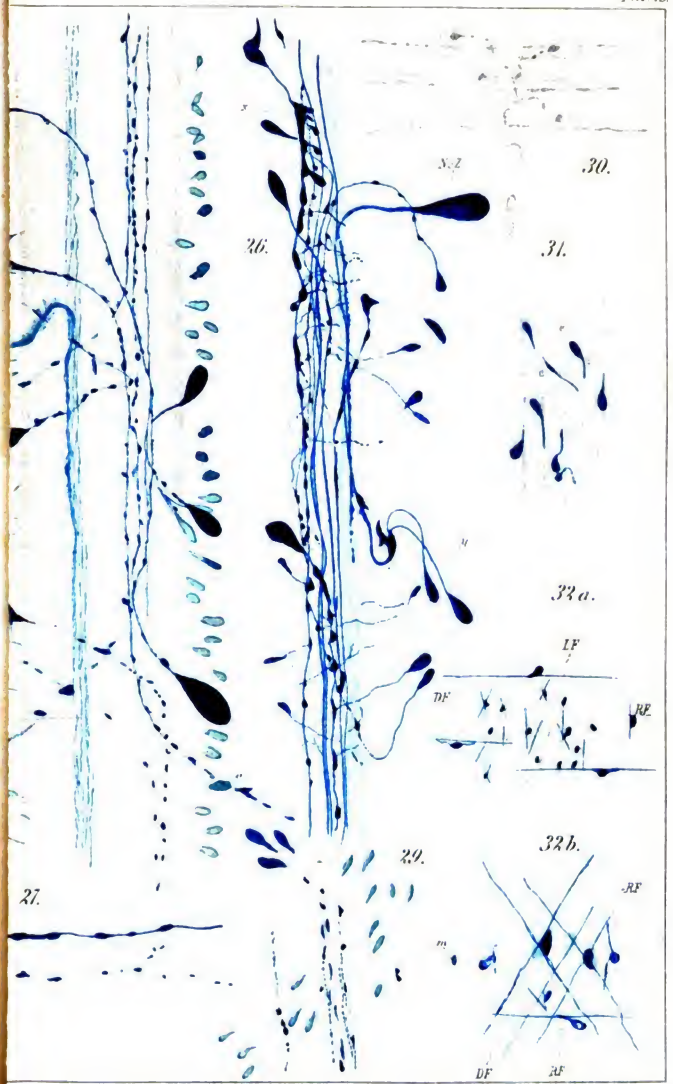
Fig. 31. *Polia delineata.* Rüssel. Ein Bildchen aus der sog. Nervenschicht.

Fig. 32 *a* u. *b* *Polia curta.* Rüssel. Durch Methylenblau gefärbte Längs-, Ring- und Diagonalfasern (*LF*, *RF*, *DF*) aus der Muskulatur des Rüssels nebst Zellen. *m* eine Ringmuskelfibrille.

Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 16—23.

17. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen.

Die zahlreichen Untersuchungen, welche in dem letzten Jahrzehnt das peripherische Nervensystem der Selachier zum Gegenstand hatten, wurden fast alle angestellt, um morphologische oder phylogenetische Probleme der Lösung näher zu führen. Nur wenige Forscher bedienten sich des neuen und vorzüglichen Materials, um die vielleicht noch wichtigeren histogenetischen Probleme zu behandeln, welche nicht nur den Ursprung und die Beziehungen der einzelnen Nerven und Ganglien zu den übrigen Organen des Körpers, sondern auch den Ursprung und die Beziehungen aller Theile und Gewebe des Nervensystems zu einander betreffen und fundamentale Aufgaben einschließen, deren Lösung von der größten Bedeutung für Anatomie, Physiologie und wohl auch Pathologie sind.

Von Hause aus waren es gleichfalls phylogenetische Probleme, welche mich beschäftigten, deren immer schwieriger werdende Lösungen mich indess schließlich zu intensiver Berücksichtigung der histogenetischen Fragen drängten, und wenn, wie ich zu hoffen wage, das Nachfolgende unsere Kenntnis und Erkenntnis vom Bau und der Entstehung, ja auch von der Function des gesammten Nervensystems fördert, so möge es Zeugnis dafür ablegen, wie wichtig auch für die sog. descriptive Anatomie und für die Physiologie die phylogenetischen Untersuchungen sich gestalten können, wenn sie

Digitized by Google

hinreichend in die Tiefe gehen und die Lösung der gestellten Probleme nur dann für gesichert halten, sobald die einzelnen Organe nicht als an sich bestehende, sondern als dem ganzen Organismus unlösbar verbundene, von ihm bedingte, mit allen übrigen Organen in Wechselwirkung stehende Dinge behandelt werden.

Da aber kein Organsystem in dieser Beziehung über dem Nervensystem steht, so ward ich, je tiefer meine phylogenetischen Studien gingen, um so unwiderstehlicher dazu gedrängt, den histogenetischen Verhältnissen des Nervensystems meine ganze Aufmerksamkeit zu schenken.

Wer die 14., 15. u. 16. Studie gelesen hat, wird erkennen, wie allmählich der Weg der phylogenetischen Forschung mich zur histogenetischen Fragstellung führte, so dass die vorliegende Studie mit Nothwendigkeit aus den früheren hervorging. Indess hat sie auch unabhängige Bedeutung, da sie sich mit Problemen befasst und der Lösung näher zu führen sucht, die auch mit Beiseitesetzung phylogenetischer Gesichtspunkte von fundamentaler Bedeutung bleiben, ja zu den wichtigsten Aufgaben der Biologie gehören.

Den Ausgangspunkt der nachfolgenden Untersuchungen über die Histogenese der peripherischen Nerven nehme ich von denjenigen Nerven, welche als Rami dorsales der Kopfnerven von der Vergl. Anatomie beschrieben worden sind, und die Innervirung der sog. Schleimcanäle besorgen, deren Ausbildung bei den Selachiern eine ganz besondere Höhe erreicht hat.

1. Histogenetische Entwicklung der Nn. buccalis, ophthalmicus superficialis p. major und des Ramus dorsalis des Glossopharyngeus.

Wenn die Ganglienleiste des Kopfes sich so weit entwickelt hat, dass die einzelnen Gruppen der Ganglien deutlich hervortreten, wenn also sowohl das G. mesocephalicum (ciliare Aut.), das G. Gasseri, die einzelnen Componenten der Facialisplatte und auch die der Glossopharyngeus-Vagusplatte in ihren ersten Umrissen abgegrenzt sind, so beginnt an ihnen allen ein Vorgang, der, anfänglich übersehen, in den letzten Jahren aber eben so oft behauptet wie bestritten, in seiner weittragenden Bedeutung noch von keinem Embryologen oder Morphologen erschöpfend dargestellt worden ist: die Antheilnahme des Ectoderms außerhalb des Medullarrohres und der Ganglienleiste an der Bildung der sensiblen peripherischen Kopfnerven.

Digitized by Google

In den frühen Stadien bis BALFOUR's *I* bleibt das Ectoderm ziemlich gleichmäßig einzellig. Es machen sich aber Unterschiede in den verschiedenen Regionen des Körpers schon frühzeitig geltend, und die Einzelligkeit des Stirnectoderms ist eine andere als die des Rumpfectoderms: jenes ist aus würfelförmig und ziemlich dicht an einander gereihten Zellen zusammengesetzt, dieses aus platten Zellen gebildet, die in beträchtlich großen Zwischenräumen ihre Kerne zeigen. Anders ist wiederum in der Kiemengegend das Ectoderm gestaltet, denn hier beginnt das anfänglich auch würfelförmige Zellmaterial sich zu säulenförmigen Zellen umzugestalten, und was noch wichtiger ist, diese Zellen gehen zuerst dazu über, mehrschichtig zu werden. Gerade dieser Process an dieser Stelle ist aber von großer Bedeutung, und so lohnt es der Mühe, sein Zustandekommen und seinen Verlauf etwas eingehender zu schildern als es bisher geschehen ist.

Der Anstoß zu den Veränderungen in der äußeren Gestalt der Ectodermzellen in der Kiemenregion ist wohl in der stärker auftretenden Vermehrung derselben zu suchen. Die zahlreicher werdenden Zellen platten sich an einander ab und dehnen sich in der Richtung auf die Körperachse hin aus. Aber da diese Vermehrung keine einfache Längstheilung ist, so stellen sich auch die daraus hervorgehenden neuen Zellen nicht einfach parallel den bereits bestehenden, sondern man sieht sie, unregelmäßig gelagert, bald nach außen, bald nach innen vorspringen. Zwischen die cylindrisch abgeplatteten drängen sich ganz kugelige Zellen, andere erscheinen konisch, wieder andere flaschenförmig ausgezogen, kurz die ganze Partie des in Rede stehenden Kiemenectoderms ist sehr unregelmäßig und fällt unter dem Mikroskop gleich durch seine dunklere Farbe auf.

Diese Unregelmäßigkeit führt nun über zur Mehrschichtigkeit. Aber auch dabei unterscheidet sich das Kiemenectoderm von den übrigen Ectodermpartien. Wenn letztere aus der Einschichtigkeit zur Zweischichtigkeit übergehen wollen, so sieht man — ich mache besonders auf die Partie hinter der letzten Kiemenspalte aufmerksam — wie allmählich die Zellen des einschichtigen Ectoderms sich über einander schieben in der Weise, dass von drei Zellen eine mehr vorspringt und von den zurückbleibenden ganz herausgeschoben wird. Natürlich handelt es sich auch dabei zunächst um eine Vermehrung der ursprünglichen Zahl der Zellen, zumal ja auch der Gesammtumfang des Körpers wächst, mithin die Zahl der Zellen des Ectoderms zunehmen muss, soll dasselbe dem größeren Körperumfang

Digitized by Google

entsprechen. Aber doch ist dieser Vermehrungsprocess weniger intensiv als bei dem Kiemenectoderm, welches letztere eben auch nicht nur zwei- sondern mehrschichtig wird.

Es giebt indessen auch im Bereiche des Kiemenectoderms wieder Unterschiede, welche nicht zufällig sind. An bestimmten Localitäten bleibt das Ectoderm, wenn auch ausgeprägt cylindrisch, so doch ein-, höchstens unregelmäßig zweischichtig. An anderen dagegen wird es eben so ausgeprägt mehrschichtig. An diesen Localitäten springt der Contour des Ectoderms nach außen vor, und diese Vorsprünge sind hervorgebracht durch die dem Ectoderm angelagerten Ganglienplatten oder bereits local gesonderten einzelnen Ganglien des Kopfes. Man findet diese mehrschichtigen Partien des Kiemenectoderms an den einzelnen Ganglien der Trigeminus- und Facialisgruppe und in fast zusammenhängender Ausdehnung neben den noch nicht ganz differenzirten Ganglien der Vagusgruppe.

Außer der Mehrschichtigkeit werden diese Stellen des Ectoderms noch durch eine andere Eigenschaft charakterisirt. Während die einschichtigen oder zweischichtigen Abschnitte des Kiemenectoderms zumeist nach innen durch eine glatte Linie begrenzt werden, über welche keine der Zellen vorspringt, ist Letzteres vielmehr die Regel bei den mehrschichtigen Partien. Blickt man genauer hin, so gewahrt man, dass die an diesen Localitäten vor sich gehende stärkere Vermehrung der Zellen zur Folge hat, dass einzelne Zellen nach innen aus dem Verbande des Ectoderms sich loslösen und sich den anliegenden Kopfganglien beigesellen. Dieses Verhältnis giebt auch die richtige Auffassung über die Mehrschichtigkeit: es handelt sich dabei nicht um gleichmäßig über einander geschichtete Lagen, sondern um unregelmäßig durch einander geschobene Zellen, welche durch Karyokinese, vielleicht auch durch einfache Abschnürung sich vermehren und dabei statt neben einander, sich über- resp. unter einander lagern. Ob dieser Process auch an anderen Stellen des Ectoderms sich vollzieht, und welches seine Resultate sind, soll uns hier zunächst nicht weiter beschäftigen.

Die aus dem Verbande des Ectoderms frei werdenden Zellen gesellen sich den verschiedenen Kopfganglien bei, d. h. sie lagern sich an ihre Außenseite an. Einen Unterschied zwischen den ursprünglichen Zellen der Ganglien und diesen neu hinzutretenden Elementen festzustellen, ist mir bisher nicht gelungen — sie sind alle ziemlich gleichgeartet, was schließlich auch nicht wunderbar ist, da ja auch die Ganglienleistenzellen, ehe sie sich

Digitized by Google

zu wirklichen Ganglienzellen differenziren, nichts als Abkömmlinge des Ectoderms sind.

Dieses Auswandern von Ectodermzellen in die Ganglien- resp. Nervenanlage dauert ununterbrochen fort bis zur völligen Herstellung des ganzen Schleimcanal-Nervensystems.

Es wird nun meine Aufgabe sein, den Verlauf dieses Processes an zwei Kopfnerven im Einzelnen darzustellen. Ich wähle dazu Elemente der Facialis-Acusticusplatte, im Speciellen die Nervi buccalis, ophthalmicus und hyoideus mit den zugehörigen Ganglien. Dabei lasse ich an dieser Stelle jede rein morphologische Betrachtung weg, und beschränke mich auf die histogenetischen Vorgänge, welche die Bildung der Ganglien und der Nerven betreffen. Die phylogenetische Bedeutung dieser Vorgänge wird in einer anderen »Studie« klargestellt werden.

Die Facialisplatte legt sich bei Selachiern, wie bekannt, an die eingestülpte Ohrblase von vorn und unten an. Sobald das geschehen, beginnt die Ohrblase in außerordentlich reichlichem Maße eben so wie das Ectoderm Zellen an die Facialisplatte abzugeben; die Zellwucherung der Ohrblase geht in die Formation des Acusticus ein. Dieser Process soll uns hier aber nicht weiter beschäftigen. Vor der Ohrblase liegt derjenige Theil der Facialisplatte, der sich als das Ganglion des Ophthalmicus superficialis zu erkennen giebt, welcher im erwachsenen Thiere die gesammten Schleimcanäle des Vorderkopfes bis zur Nase hinab innervirt. Auch mit diesem mächtigen Nervencomplex will ich mich zunächst nicht beschäftigen. Unterhalb dieses Ganglions, schräg nach vorn und unten gerichtet, liegt aber eine andere Partie der Facialisplatte: sie bildet die Ganglienzellen des Buccalis, und ihre Schicksale sollen Gegenstand meiner weiteren Darstellung werden.

Sowohl dem Ganglion des Ophthalmicus, als auch dem des Buccalis liegt eine jener mehrschichtigen Stellen des Kiemenectoderms an, und beiden Ganglien werden sofort bei dem Beginne des Contactes Ectodermzellen beigemischt. Dieser Process dauert auch fort, wenn die Phänomene eintreten, die ich jetzt beschreiben und von Horizontalschnitten eines *Pristiurus*-Embryo (Taf. 16 Fig. 10—22) und *Mustelus*-Embryo (Taf. 16 Fig. 1—9) ablesen will.

Dicht hinter und unter dem Ganglion des Buccalis befindet sich der dorsalste Abschnitt der vordersten Kiemenspalte, des Spritzloches (Taf. 16 Fig. 11—13 *Ksp*). Er schiebt sich zwischen dieses Ganglion und das Ganglion geniculi (Taf. 16 Fig. 10 *Gg*), aus welchem der

Digitized by Google

N. palatinus nach vorn und innen, der N. hyoideus nach unten und hinten abgehen, ein, so dass die beiden Abschnitte der Facialisplatte auf der Spritzlochspalte zu reiten scheinen. Dem entsprechend ist das Ectoderm an dieser Stelle und um die Zeit, von der ich spreche, einschichtig und plattenförmig, bildet also eine ziemlich dünne Membran. Hingegen ist es, so weit es dem G. buccalis und G. ophthalmici superficialis außen anliegt, in der oben bezeichneten Weise mehrschichtig, d. h. nach innen proliferirend.

Das Ganglion des Buccalis steht somit eigentlich in genetischem Zusammenhange mit dem Ectoderm; prüft man die Horizontalschnitte in ihrer Aufeinanderfolge ventralwärts, so sieht man das Ganglion gleichsam als einen integrirenden Abschnitt des Ectoderms erscheinen. Seine Zellen sind fast alle quer durchschnitten, zeigen nichts als Kern und Plasma: zwischen ihnen ist keine Spur von Mesodermzellen zu sehen, eben so wenig liegen freilich Mesodermzellen der äußeren Peripherie des ganzen Ganglions an; dies ist aber offenbar nur die Folge der Conservirung, welche bewirkt hat, dass die Mesodermzellen sich rund herum von diesem und allen Ganglien, eben so auch vom Medullarrohr und vielen Stellen des Ectoderms zurückgezogen haben, so dass freie Räume um all diese ectodermatischen Gebilde sich finden. Die Mesodermzellen selbst bilden feine Ausläufer, die in netzförmiger Verbindung zu einander stehen.

Wenn man die Schnitte der Reihe nach mustert, so sieht man, dass der Umfang des Ganglions allmählich abnimmt, natürlich auch die Zahl seiner Zellen. Aber die Anlagerung an das Ectoderm bleibt bestehen, eben so auch der künstliche Hohlraum um dasselbe. Ein paar Schnitte unterhalb des größten Durchmessers erscheint das Ganglion nur noch als eine halbkuglige Prominenz des Ectoderms; auf dem Durchschnitt zählt man ca. 20 durchschnittene Kerne. Stellt man auf den 15μ starken Schnitt aber tiefer ein, so sieht man eine beträchtlichere Verschmälerung des Umfangs und natürlich auch eine Abnahme der Kerne eintreten, die auf dem nächsten Schnitte schon auf 5 reducirt sind.

Die Richtung der Längsachse dieser Kerne war schon in dem Schnitte, welcher noch 20 Kerne enthielt, nicht dieselbe. Einige der dem Ectoderm zunächst liegenden Kerne stehen schräg, so dass von ihnen ausgehende Fasern nach vorn und unten, nicht gerade nach unten verlaufen.

Auf solche Fasern trifft nun jeder weitere Schnitt, und daraus folgt, dass bereits einige der Zellen des Ganglions die Einleitung

Digitized by Google

zur Bildung der Faserbahn des Buccalis getroffen haben. Aber auch von ventraler gelegenen, und auf den Horizontalschnitten quer getroffenen Zellen gehen schon Fasern nach abwärts, was bewirkt, dass die Kerne auf den weiter ventralwärts gelegenen Schnitten weniger nah an einander gelegen sind, da die Faserbildung den Raum zwischen ihnen beansprucht.

Von einer Anlagerung oder gar Einlagerung von Mesodermzellen in diesen fasrigen Theil des Nerven ist aber eben so wenig die Rede, wie bei dem Ganglion. Die Kerne, welche dieser Theil des Nerven aufweist, sind entweder durch Prolification von Zellen des Ganglions oder durch Prolification der Ectodermzellen, denen das Ganglion angelagert ist, entstanden, oder bereits aus beiden Provenienzen gemischt.

Diese Kerne liegen nun auf den weiter folgenden wenigen Schnitten nicht mehr alle in solcher Richtung, dass die Schnitte sie quer durchschneiden, sondern einige liegen schräg, andere parallel zur Schnittrichtung. Besonders bemerkenswerth ist, dass die letzteren an dem Innenrande des Nerven liegen und eine scharf bestimmte Grenze gegen den Hohlraum zwischen Nerv und Mesoderm bilden, mit dem sie auch nicht den geringsten Zusammenhang zeigen, während die innere Begrenzungslinie klar bestimmt und ohne irgend welche Unterbrechung in die eben so scharfe Grenzlinie des Ectoderms übergeht.

Letzteres zeigt jetzt die folgende Structur. Die Zellen, durch welche es gebildet wird, sind da, wo sie dem Nerven anliegen, meist cylindrisch, und concentrisch um einen Mittelpunkt gelagert, der außerhalb der Körperoberfläche liegt (Taf. 16 Fig. 1—5 *C.infr.*). Diese Oberfläche ist scharf begrenzt, während das nicht der Fall ist an den Stellen, wo das Ectoderm nichts mit dem Nerven zu thun hat, wo vielmehr jede einzelne Zelle ein Weniges gewölbt, ihren eigenen bestimmten Bezirk zeigt. Auch scheinen die cylindrischen Zellen dunkler gefärbte Kerne zu besitzen, was vielleicht nur daher kommt, dass sie näher an und über einander liegen. Das Plasma der cylindrischen Zellen ist an beiden Polen mehr zusammengedrängt und erscheint hellglänzend, wie dasjenige, welches die Kerne im Nerven umgiebt. Nach innen finden sich den cylindrischen Zellen einige Kerne an- und zwischengelagert, welche nur Theilungsproducte eben dieser cylindrischen Zellen selber sein können: zwischen ihnen und den Kernen der Nerven ist kein Unterschied wahrzunehmen, wie

Digitized by Google

denn auch das hellglänzende, etwas fasrige Plasma des Nerven direct und ununterbrochen in das Plasma der cylindrischen Zellen übergeht, ohne dass irgend eine Grenze zwischen beiden Gebilden zu erkennen ist (Taf. 16 Fig. 6, 7, 16—21).

Auf den nächsten Schnitten ist nun kein differenzirter Nerv mehr vorhanden, dass aber das Ectoderm innen eine Anzahl von runden Kernen mit hellglänzendem Protoplasma, außen zahlreiche Mitosen, dazwischen Cylinderzellen von unbestimmterer Begrenzung aufweist (Taf. 16 Fig. 8, 9, 22). Die innere Begrenzungslinie des Ectoderms bleibt immer noch eine sehr scharfe, nach innen etwas vorspringende. So geht es wiederum mehrere Schnitte weit, dann fängt das cylindrische Epithel an, in die gewöhnliche Form überzugehen und schließlich kommen wir zu ganz normalen und keine Differenzirung irgend welcher Art mehr aufweisenden Ectodermverhältnissen zurück.

Was ich vorstehend geschildert habe, ist die Differenzirung eines Schleimcanals, beziehentlich Sinnesorgans mit seinem Nerven, und zwar des infraorbitalen Schleimcanals mit dem zugehörigen Nervus buccalis.

Sehen wir nun zu, wie diese Differenzirung weiter geht. Ich nehme dazu wiederum Horizontalschnitte eines *Pristiurus*-Embryo aus den Stadien *L M* Balfour's.

Die Facialisplatte hat sich beträchtlich weit vom Ectoderm nach innen zurückgezogen. Ihre Wurzelfasern haben sich gebildet und gehen zahlreich in das Medullarrohr hinein. Die Scheidung der einzelnen Componenten der Platte ist sehr viel mehr accentuirt: das Ganglion des Ophthalmicus superficialis ist bestimmt und weit nach vorn und oben gerichtet, das des Buccalis nach unten. Das Einwandern von Ectodermzellen in beide Ganglien oder in den sie verbindenden mittleren Theil hat aufgehört. Der durch die Conservirung verursachte Hohlraum, der sie umgiebt, ist nach wie vor sehr deutlich, nur wird er gelegentlich von Ausläufern der Mesodermzellen durchzogen. Das Mesoderm um den Hohlraum herum ist sehr viel dichter geworden, wie überall im Körper dieses Embryos.

Die Zahl der Zellen in beiden Ganglien hat sich außerordentlich vermehrt, alle sind ziemlich gleich geartet, karyokinetische Figuren sind vorhanden, aber nicht in nennenswerther Zahl. Auf dem größten Querschnitt enthält das Ganglion des Buccalis jetzt wenigstens 80—90 Zellen, wonach die Zahl der gesammten Zellen dieses Ganglions wohl mehr als 1000 beträgt.

Digitized by Google

Auf diesem größten Querschnitt des Ganglions bemerkt man an den Rindenzellen, welche dem Ectoderm gegenüberliegen, also an der Außenseite des Ganglions, ein etwas abweichendes Verhalten der Kerne gegenüber dem der größeren Masse. Die Kerne sind auf dem Querschnitte um weniges kleiner als die anderen und stehen etwas weiter von einander ab. Zwischen ihnen sieht man nicht nur wieder jene hellglänzende Plasmazwischenschicht, sondern sehr deutlich feine silberglänzende Körnchen, welche letztere aber, beim Heben und Senken des Tubus, sich als feinste Fäserchen zu erkennen geben. Offenbar sind dies die späteren Fibrillen der Achsencylinder.

Da das Ganglion und der ganze Nervus buccalis schräg nach unten und hinten gerichtet sind, so treffen die Horizontalschnitte auch schräg auf den Verlauf dieser Fasern und man sieht sie z. Th. recht wirr durch einander nach abwärts laufen.

Auf den weiter ventralwärts liegenden Schnitten verringert das Ganglion seinen Durchmesser und natürlich auch die Zahl seiner Zellen, dagegen dehnt sich die vom Schnitt getroffene Faserschicht relativ immer mehr aus, bis sie mehr als die Hälfte des Umfangs einnimmt, und die letzten Ganglienzellen nur noch am inneren Rande des Nerven zu finden sind.

Das Ectoderm liegt, wie schon oben erwähnt, nicht mehr dem Ganglion an. Außer dem breiten künstlichen Hohlraum wird es auch noch durch eine ansehnliche Brücke von Mesodermgewebe vom Ganglion geschieden. Wie ich vermuthe, ist das Zwischenschieben dieser Brücke activ wie passiv an dieser Trennung beider, vorher innig verbundenen Gebilde betheiligt, und es ist wichtig, hierauf zu verweisen, da das Abrücken des Ganglions vom Ectoderm, oder des Ectoderms vom Ganglion immer weiter greift und einen sehr hohen Antheil an der Ausbildung und Ausgestaltung der ganzen Nervenbildung nimmt, wie wir gleich des Näheren sehen werden.

Die Differenzirung des Ectoderms selbst ist dabei die folgende. Das Gebiet der cylindrisch gestellten Zellen der Schleimcanalanlage schränkt sich gegenüber dem Ganglion genau auf die demselben anliegende Stelle ein: sie behält ihren bisherigen Charakter bei; die Zellen proliferiren durch Mitosenbildung, die an der äußeren Peripherie vor sich geht, auf der inneren aber vollzieht sich die Theilung besonders der im Mittelpunkt der Schleimcanalanlage belegenen Cylinderzellen, und durch Abschnürung ihrer inneren Partien entstehen neue Zellen, welche um sich jenes hellglänzende Plasma bilden, das überhaupt an diesen cylindrischen Zellen fast stets gefunden wird.

Digitized by Google

Außerhalb der Schleimcanalanlage hat sich das Ectoderm zur normalen Zweischichtigkeit entwickelt, die äußere Schicht zeigt flach biconvexe Kerne und breitere Plasmabezirke darum, die innere ist cylindrisch und darum dichter gestellt.

So erstrecken sich Ganglion und Schleimcanalanlage neben einander, aber ohne sich zu berühren, nach unten, bis eine neue Complication eintritt, die von wichtiger Natur ist.

Der Schleimcanal, welcher mit seinem inneren Contour weiter vorspringt als die benachbarten Ectodermpartien, erzeugt plötzlich eine noch größere Prominenz von hellglänzendem Plasma, und auf dem hierauf folgenden Schnitt erkennt man, dass diese Prominenz sich zu einer kleinen ovalen Platte (vgl. pag. 274) auszieht, in welcher dieselben Kerne gefunden werden, die bereits als Prolificationsproducte der Cylinderzellen der Schleimcanalanlage uns bekannt sind. Diese kleine ovale Platte ist mit ihrem Längsdurchmesser gegen den Buccalis gerichtet, erreicht ihn aber erst auf ein paar weiter ventralwärts gelegenen Schnitten, auf denen ihre Fortsetzung als schmaler faseriger Nerv erscheint, mit einigen wenigen Kernen, die denen, welche im Schleimcanal und auch im Buccalis selbst gefunden wurden, gleichartig sind.

Woher kommt diese Platte? Woher kommt dieser kleine Nerv?

Er ist zunächst eine Folge des eben erwähnten Abrückens des Ganglions und des Nervus buccalis vom Ectoderm, von der Schleimcanalanlage, bildet aber den ersten Anfang der vielen späteren Äste, mittels deren der Buccalis mit den Sinnespapillen des infraorbitalen Schleimcanals in stetiger Verbindung bleibt.

Sein Zustandekommen und damit das Zustandekommen all der zahllosen Nervenäste, groß und klein, welche die Tausende von Papillen und Ampullen des ganzen Schleimcanal- und Seitenliniensystems mit den Stämmen des Ophthalmicus superficialis, des Buccalis, des Maxillaris superior, der Rami dorsales des Glossopharyngeus, des Vagus und des Lateralis verbinden, begreift sich auf die folgende, allereinfachste Weise.

Wenn die Stämme dieser Nerven durch Anlagerung der bezüglichen Ganglien an das Ectoderm und durch Wucherung dieses letzteren anfangen, sich zu bilden, so bleiben einige der wuchernden Zellen der Schleimcanalanlage doch in Berührung mit dem Nerven, während das Ganglion und nach und nach auch der Stamm des Nerven sich von dieser Anlagerung an das proliferirende Ectoderm frei machen und Mesodermelemente zwischen beide sich einschieben. Diese Berührungsstellen scheinen in mehr oder weniger regelmäßigen

Digitized by Google

Intervallen bestehen zu bleiben, und an ihnen erfolgt eine fortdauernde Zunahme der Zellen theils durch weitere Prolification vom Schleimcanal aus, theils durch Karyokinese der bereits vom Schleimcanal abgegliederten Zellen, vielleicht auch, wie mir manchmal geschienen hat, durch einfache directe Theilung eben dieser abgegliederten Zellen. Je weiter nun der Nerv vom Ectoderm abrückt, manchmal einfach nach innen, manchmal aber auch nach unten oder nach oben, nach vorn oder nach hinten, was von anderen Umständen abhängt — um so mehr zieht sich dieser Verbindungszweig zwischen Schleimcanalanlage und Nervenstamm aus. Das Material hierzu liefern eben die vorhin erwähnten Proceduren der Zellvermehrung. Die dünnste Stelle der Verbindung zwischen Hauptnerv und Papille ist fast immer die, wo der Nervenzweig sich dem Hauptstamm verbindet: sie ist auch zugleich die älteste Partie, welche die zuerst aus dem Schleimcanal ausgetretenen Zellen enthält; alle weiter peripheriewärts gelegenen sind später erschienen, da die Zunahme der Zellen, abgesehen von den im Laufe des Nerven geschehenden Theilungen an der Peripherie, im Mutterboden der Schleimcanalanlage selbst stattfindet.

An dem hier behandelten Embryo ist erst dieser eine oberste Zweig entstanden: er ist noch sehr kurz, und gleich unter seiner Vereinigung mit dem nach unten fortwachsenden Hauptstamm legt sich dieser wiederum der Schleimcanalanlage dicht an, oder hat sich, richtiger gesagt, aus dieser Lage noch nicht frei gemacht, sondern wächst mit ihr zusammen ventralwärts stetig weiter. Dabei ist die Schleimcanalanlage dem Nerven immer um einige Schnitte voraus, was sich leicht begreift, weil die fortschreitende Differenzirung des Ectoderms zunächst die Schleimcanalanlage producirt und dann erst diese aus sich die Prolification der — ich will sie von jetzt an ein für allemal so nennen — Nervenzellen vornimmt.

Ehe ich aber weiter gehe, habe ich noch zwei weitere Punkte hervorzuheben, die für das Verständnis der gesammten Nervenbildung von Bedeutung sind.

Zunächst möchte ich darauf aufmerksam machen, dass der eben beschriebene kleine Nervenzweig von seinem Endorgan, dem Schleimcanalepithel, nach abwärts gerichtet ist, und erst zwei bis drei 15 μ messende Schnitte später in den Hauptstamm einmündet. Diese Einmündungsstelle lag aber von Anfang an in dem Schleimcanalepithel gerade an derselben Stelle, wo auch jetzt der Zweig noch mit dem Epithel in Berührung steht. Der Stamm muss also selbständig

Digitized by Google

abwärts gerückt sein, woraus folgt, dass er nicht nur an seinem Ende durch Apposition immer weiterer, aus dem Schleimcanal resultirender Zellen weiter wächst, sondern auch durch Dehnung, resp. Vermehrung derjenigen Zellterritorien zunimmt, welche ihn von Anfang an herstellten und nicht mehr durch Einwandern weiterer Ectodermzellen sich ausdehnen können. Sein Wachsthum ist also von vorn herein ein doppeltes: eines ist rein terminal, das andere geschieht auf der ganzen Ausdehnung des Nerven. Offenbar sind beide Processe auch bei dem Wachsthum aller seiner Äste und Zweige, der wie vielten Ordnung auch immer, geltend. Dass er auch schließlich im Querschnitt wächst, wird an anderer Stelle zur Sprache kommen und auf einfache Weise erklärt werden.

Der zweite Punkt, auf den ich hinweisen möchte, betrifft die Bildung anderer Zweige und Äste aus demselben Ganglion, aus welchem der Buccalis mit all seinen späteren Ästen und Zweigen hervorgeht. Ich finde nämlich einen Zweig, der bereits oberhalb des eigentlichen Buccalisstammes an sein Ganglion sich begiebt und nicht in dem Schleimcanal endet oder aus ihm entspringt, welcher als Mutterboden des gesammten Buccalisgebietes anzusehen ist. Offenbar stammt dieser isolirte Zweig aus Ectodermzellen her, welche ursprünglich in breiterer Anlage sich dem Ganglion buccalis angelegt hatten und nun weiter rückwärts als der eigentliche Canalis infraorbitalis gelegen sind.

Auch diese Erscheinung hat eine allgemeinere Bedeutung, als bisher gewusst worden ist, und weiter unten werde ich bei Besprechung des gesammten sensiblen peripherischen Endnetzes auf sie näher eingehen.

Anlässlich dieser letzteren Erscheinung möchte ich aber gleich Diejenigen, welche sich die Nachuntersuchung der hier geschilderten Vorgänge angelegen sein lassen wollen, darauf aufmerksam machen, dass die Buccalisbildung kein so localisirter Vorgang ist, dass nicht Verwechslungen eintreten könnten. Es begiebt sich nämlich neben dem Buccalis auch der R. maxillaris inferior in diese Gegend, und mannigfaltig sind die Kreuzungen, und darum wahrscheinlich auch die Varianten und Plexusbildungen, welche zwischen diesen Nerven stattfinden. Es wird Aufgabe weiterer morphologischer Detailforschung sein, für diese Nerven und die ihnen als Mutterboden zugehörigen Theile des Canalsystems eine gewisse Norm aufzustellen, falls eine solche besteht.

Nachdem jener erste kleine Zweig die Verbindung mit dem Stamme erreicht hat, zeigen die weiteren Schnitte diesen letzteren

Digitized by Google

fortdauernd der Schleimcanalanlage dicht anliegend, aber doch von derselben schon geschieden. Nur einige Male scheinen beide in zeltigem Contact, ja sogar verschmolzen zu sein, und sicherlich sind das solche Stellen, aus denen später wieder ein Zweig abgehen wird, sobald der Stamm weiter vom Ectoderm abrückt. Erst auf seiner untersten Partie, in der nächsten Nähe des Mundrandes liegt der Buccalisstamm dem Schleimcanalepithel in directer Berührung an. Man erkennt ein halbes Dutzend durchschnittener Nervenkerne und zugleich eine fast gerade Berührungs- um nicht zu sagen Begrenzungsfläche zwischen Nerv und Schleimcanal. Unterhalb dieses Schnittes senkt sich der Nerv tiefer in das Ectoderm ein und endet schließlich in derselben Weise wie im vorigen Stadium auf einem dorsalwärts höher gelegenen Schnitte, während der Schleimcanal sich noch ein Paar Schnitte weiter verfolgen lässt.

Ich lasse nun die Beschreibung eines dritten, um Weniges weiter entwickelten Stadiums der *Pristiurus*-Entwicklung folgen.

Der Umfang der Facialisplatte ist nach allen Richtungen gewachsen, ihre Componenten weichen weit aus einander. Gleichzeitig ist auch die Infraorbital-Schleimcanalanlage dorsal- wie ventralwärts fortgeschritten, auch haben sich benachbarte Partien des Ectoderms ähnlich ausgebildet, so dass mehrere Reihen von Papillen und Ampullen allmählich angelegt werden.

Ganglion und Nerv haben sich noch weiter vom Ectoderm abgeschoben, das zwischengetretene Mesoderm ist dichter geworden. Im Zusammenhange damit sind die Zweige, welche sich zwischen Schleimcanalepithel und Nerv. buccalis bilden, zahlreicher geworden, wie auch die ursprünglichen sich länger ausgezogen haben. Zugleich sieht man auch Zweige von den neuen Schleimcanalanlagen an den N. inframaxillaris herantreten (Taf. 19 Fig. 1—6). Die Richtung dieser Zweige ist nicht ohne Interesse. Sie verlaufen nämlich an ihrer breiteren peripherischen Partie theils im Ectoderm, theils demselben nahezu parallel, ehe sie abbiegen und sich ihrem Nervenstamm einfügen; sie haben also eine sehr viel schrägere und längere Bahn zu durchlaufen, als die des Buccalis, und, — was noch auffallender ist — sie gehören einem Nervenstamm an, der von Hause aus vor den Facialiscomponenten liegt, während die Zweige doch aus Schleimcanälen herstammen, die hinter dem Buccalis-Schleimcanalsystem liegen. Diese auffallende Verbindung hinterer Ectodermpartien mit vorderen Nerven machte mich argwöhnisch, ob überhaupt eine Regel in diesen Verbindungen zu erkennen sei;

Digitized by Google

desshalb verfolgte ich sehr sorgfältig die beginnende Zweigbildung all' dieser Schleimcanalnerven. Ich konnte dabei constatiren, dass aus derselben Schleimcanalanlage Zweige an verschiedene Nervenstämme abgegeben werden, und dass derselbe Nerv Zweige aus verschiedenen Schleimcanälen empfängt. Dies scheint darauf zu deuten, dass außer den Zweigen, welche von vorn herein bei dem Auseinanderweichen der Nerven und der zugehörigen Ectodermpartien als Brücken zwischen beiden bestehen bleiben und sich allmählich in die Länge ziehen, noch andere Zweige selbständig vom Ectoderm gegen das Innere zu wachsen und sich mit denjenigen Nerven secundär verbinden, welche sie auf ihrem Wege finden. Ob dabei irgend ein noch unbekanntes Agens diesen beginnenden Nerven den Weg zeigt, mag dahingestellt bleiben. Vielleicht giebt diese Erscheinung einen Fingerzeig, wie Plexusbildungen zu Stande kommen, und wie es leicht geschehen kann, dass die größte Variabilität dabei herrscht.

Der Stamm des Nervus buccalis verläuft schließlich wiederum im Ectoderm, wie bei den vorigen Stadien, nur ist die Localität noch etwas ventraler zu finden als früher, greift sogar auf den späteren Oberkiefer über, und geht bis in die Nähe der Nase.

Was man also — beiläufig bemerkt — in der vergleichenden Anatomie bisher N. buccalis nannte, sind peripherische Äste sowohl des N. buccalis (aus der Facialisgruppe) als auch des N. inframaxillaris (aus der Trigeminusgruppe).

In dem Vorstehenden habe ich in großen Zügen die Art und Weise dargestellt, wie das Ectoderm sich an der Bildung eines der sensiblen Nerven betheiligt. Aus dieser Darstellung folgt, dass bei Selachiern nicht bloß die sog. lateralen Ganglien Beard's, von mir Nebenganglien genannt, aus dem Ectoderm hervorgehen, sondern dass aus ihnen die Nervenstämme mit all ihren Ästen und Zweigen sich bilden.

Ich will nun versuchen, diesen letzteren Process durch Beschreibung der Verhältnisse an einem anderen Schleimcanal und auch eines anderen Embryo noch klarer zu machen. Ich wähle dazu einerseits einen bedeutend selteneren Embryo von *Centrina Salviani*, der bereits beträchtliche äußere Kiemenfäden besitzt, andererseits den Schleimcanal des Glossopharyngeus, der, auf Horizontalschnitten verfolgt, die Entstehungsweise der ersten Nervenzellen und Nervenfasern sehr gut erkennen lässt.

Der Glossopharyngeus-Schleimcanal hat sich bereits dorsalwärts

Digitized by Google

bis auf die Höhe der Mündung des Aquaeductus vestibuli entwickelt und liegt natürlich etwas analwärts von dieser. Ein Horizontalschnitt durch das noch höher liegende dorsale Ectoderm zeigt die beiden es bildenden Zellschichten als plattenförmiges Epithel: die innere mit enger an einander liegenden abgeplatteten Zellen, die äußere mit etwas weiter von einander entfernten Zellkernen.

Der erste Schnitt, welcher den gegen dieses Epithel auslaufenden Schleimcanal trifft, zeigt die äußere Schicht mit ihren gerundeten Kernen schräg durchschnitten, die innere Schicht dagegen bereits im Begriff, sich zu langen cylindrischen Zellen umzugestalten, zwischen deren inneren Enden kleinere runde Zellen sich erkennen lassen. Die Kerne sind länglich und die Zellen im Ganzen erscheinen etwas dunkler gefärbt, als die umliegenden Epithelien.

Auf dem nächsten Schnitt ist das in noch höherem Maße der Fall; die Richtung der einzelnen cylindrischen Zellen ist concentrisch gegen einen außerhalb des Embryo gedachten Mittelpunkt gerichtet. Die äußeren schmalen Enden der Cylinderzellen sind von hellem, ungefärbten Inhalt erfüllt, die äußere Epithelschicht scheint aufgehört zu haben; an ihrer Stelle findet sich hier und da eine größere Zelle mit Kerntheilungsfiguren. Die innere Grenze der Cylinderzellen ist unbestimmt, manche Zellen ragen über die anderen hervor, dazwischen sind kleinere runde Zellen, und da der Schnitt schräg gegen die Achse der Cylinderzellen gefallen ist, so geht auch das Mesoderm unregelmäßig in die Grenze des Schleimcanalgebietes hinein. Die inneren Cylinderzellen stehen senkrecht zur Sagittalebene des Körpers, während die äußeren, je weiter entfernt von der Achse des Schleimcanals sie liegen, in um so spitzerem Winkel gegen dieselbe gerichtet sind.

Auf dem nächsten Schnitt erscheint der Schleimcanal in breiter Anlage in seiner anfänglichen Gestalt als Lager von 20—30 cylindrischen Zellen, deren äußere Oberfläche glatt und scharf begrenzt ist, als wären sie abgestutzt, deren äußere Zellenden matt glänzend erscheinen, während ihre Kerne dunkler gefärbt sind, als die Kerne des übrigen Ectoderms und besonders als die des Mesoderms. Der innere Rand des Schleimcanals beginnt nun auch scharf begrenzt zu sein, und der Inhalt aller Cylinderzellen ist an den inneren Polen der Zellen gleichfalls glänzend. An der mittleren Partie ragt der innere Contour etwas gegen das Mesoderm vor: diese Vorragung wird bewirkt durch eine Differenzirung der Cylinderzellen. Es finden sich nämlich gerade an der am meisten nach innen vorspringenden

Digitized by Google

Partie zwei Zellen, welche nicht cylindrisch, sondern rund erscheinen. Ihr Kern ist umgeben von jenem mattglänzenden Plasma; hebt oder senkt man den Tubus, so erkennt man, dass diese Zellen im Querschnitt zu ihrer Längsachse getroffen sind, denn ihr Kern und ihr Plasma verlängert sich nach beiden Seiten bei Senkung und Hebung. Gegen das Cylinderepithel sind beide Zellen ziemlich scharf abgegrenzt, so dass es den Eindruck macht, als schöben sie die Cylinderzellen aus einander. Auch nehmen diese Zellen nur die Hälfte der Breite des Schleimcanals ein, die äußere Hälfte wird von den Cylinderzellen gebildet, welche durch diese inneren Zellen etwas aus einander gedrängt werden.

Auf dem nächsten Schnitt sieht man, wie die Plasmakörper dieser beiden Zellen den Schnitt als glänzende Cylinder durchziehen, gleichzeitig aber eine dritte ähnliche Zelle zwischen sich fassen, deren Kern in diesem Schnitte liegt.

Im folgenden Schnitte erscheinen wieder solche glänzenden durchschnittenen Cylinder und wieder andere Kerne mit ähnlicher Plasma-Umgebung.

Auf dem folgenden Schnitt sieht man, wie einer dieser glänzenden Cylinder aus dem Verbande des Schleimcanals nach innen hervortritt, aber gleich zwischen Schleimcanalcontour und Mesodermmasse einen Kern aufweist, welcher dunkler gefärbt ist, als die umliegenden Mesodermkerne, mit diesen aber in keinerlei Faserverbindung steht Beim Heben und Senken des Tubus erkennt man, wie der glänzende Cylinder schräg gerichtet ist, so dass er schief aus dem Verbande des Schleimcanals gegen den eben beschriebenen dunklen Kern verläuft. Ein anderer glänzender Cylinder macht es gerade eben so, aber sein Verlauf ist auf dem vorliegenden Schnitte noch ganz innerhalb der Schleimcanalanlage, der zugehörige Kern liegt im vorigen Schnitte. Noch ein dritter derartiger Cylinder ist auf diesem Schnitte getroffen, auf der tiefsten Ebene desselben sieht man ihn, wie er fast parallel mit der Schnittebene den Schleimcanal verlässt und auch gleich mit einem außerhalb desselben, aber auch frei zwischen Schleimcanal und Mesoderm liegenden dunklen Kern zusammengeräth.

Auf dem nächsten Schnitte ist nun das Bild bereits wesentlich klarer. An verschiedenen Stellen nahe dem inneren Contour sieht man im Schleimcanal feine, glänzende, beim Heben und Senken des Tubus sich schlängelnde Cylinder, auch einzelne runde Kerne am Boden der Cylinderzellen, innen aber, zwischen der Schleimcanal-

Digitized by Google

anlage und dem Mesoderm trifft man auf eine ovale Masse, welche aus mehreren jener dunkleren Kerne und durchschnittenen glänzenden Cylindern besteht. Diese ovale Masse ist die Fortsetzung der auf dem vorigen Schnitte außerhalb des Schleimcanals gefundenen zwei glänzenden Cylinder mit zugehörigen Kernen. Auch einige der eben erwähnten neuen glänzenden Cylinder sieht man bei hinreichender Senkung des Tubus in der Richtung auf diese ovale Masse zu sich schlängeln, andere verlassen selbständig den Schleimcanal, und werden auf dem nächsten Schnitt gleichfalls mit Kernen in Verbindung außerhalb des Contours des Schleimcanals gefunden.

Auf dem folgenden Schnitt sieht man nun die ovale Masse strangförmig sich durch die Dicke des Schnittes (— all diese Schnitte sind ziemlich alten Datums, ich glaube aus dem Jahre 1884, und sind 15 μ dick —) fortsetzen, aber nicht gerade nach unten, sondern in gebogenem Verlaufe. Vier weitere Kerne werden in ihr beobachtet und die dazu gehörige glänzende Substanz.

Auf dem nächsten Schnitt zerfällt dieser Strang in kleinere Stränge, deren jeder einen Kern und einen zugehörigen glänzenden Cylinder zeigt. Aber gleichzeitig gehen wieder aus verschiedenen Bezirken der Schleimcanalanlage neue Cylinder hervor, und man sieht auch weitere Kerne zwischen dem Cylinderepithel des Schleimcanals daliegen oder auch im Heraustreten begriffen.

So geht es noch eine Reihe von Schnitten weiter fort, bis die scharf bestimmte Gestalt der Schleimcanalanlage wieder aufhört und einer indifferenteren Bildung des Ectoderms weicht, die sehr an die oben beschriebenen Differenzirungsstadien für den Beginn des dorsalen Theils des Schleimcanals erinnert, so dass dieser an beiden Enden ähnlich gestaltet erscheint.

Aber ein Unterschied ist doch zu bemerken. Dem ventraleren Theil des Canals liegt ein deutlicher Nerv an, der aus jenen dunkleren Kernen mit den glänzenden Cylindern sich zusammengeballt hat und Schnitt für Schnitt weiter ventralwärts verfolgt werden kann. Er entfernt sich anfänglich nur sehr allmählich vom Ectoderm, dann aber plötzlich sehr stark und geht quer durch das Mesoderm und über dem Blutsinus, der die Kiemenganglien umspült, an das Ganglion des Glossopharyngeus heran, dessen sog. Ramus dorsalis er vorstellt.

Was eben geschildert worden ist, steht durchaus im Einklang mit den vorhergehenden Darstellungen der Bildung des R. buccalis und seiner Äste bei *Pristiurus*. Auch bei *Centrina* und an dem

Digitized by Google

Glossopharyngeus wiederholt sich die fundamentale Erscheinung, dass das wuchernde Ectoderm der Schleimcanäle den Mutterboden für den wachsenden Nerven bildet.

Ich will mich nun dazu wenden, den weitergehenden Process der Art und Zweigbildung eines dritten und zwar des größten all der Schleimcanalnerven zu schildern: des N. ophthalmicus superficialis und des dazu gehörigen, gewaltig ausgedehnten Systems des Canalis supraorbitalis resp. frontalis. Die Schilderung soll von denselben *Centrina*-Embryonen abgelesen werden, welche eben behandelt worden sind.

Der N. ophthalmicus superficialis entsteht aus dem vordersten und zugleich dorsalsten Ganglion der Facialisplatte, welches in reicher Entfaltung seine große Zahl von Ganglienzellen über dem Auge gegen die Stirn zu nach vorn entsendet und mit mächtigem Nervenstamme in großem Bogen bis hinab zur Nase reicht.

Wie bei den übrigen Ganglien trifft man auch bei diesem anfänglich eine dichte Anlagerung und Verschmelzung mit dem Ectoderm; ja früher und leichter als bei irgend einem anderen Ganglion erkennt man, wie die Faserbildung gleich von Anfang an auf Kosten des Ectoderms zunimmt. Auf Horizontalschnitten eines *Pristiurus*-Embryo sieht man den beginnenden N. ophthalmicus im Inneren des Ectoderms entlang laufen. Auf diesem Verlaufe enthält er eine ganze Anzahl von Kernen, immerhin aber doch viel weniger als die Zahl der Ectodermzellen beträgt, an denen er vorüberzieht (Taf. 16 Fig. 10 *Sup.orb.*).

Ich habe früher dieses Eingelagertsein des Nerven in das Ectoderm als ein Durchwachsen der vom Ganglion ausgehenden Fasern durch das Epithel angesehen, wie es auch von Balfour geschah: die Kerne nahm ich als angelagerte Mesodermkerne in Anspruch und zweifelte so wenig an der Richtigkeit dieser Auffassung, dass ich sogar die von anderer Seite behauptete »Abspaltung« des Nerven vom Ectoderm als eine nicht zu verstehende Ausdrucksweise ansah. Eben so ging es mir mit der Faserbildung des Lateralis.

Ich habe jetzt, auf die hier dargelegten, wie mir scheint, ausschlaggebenden Beobachtungen gestützt, meine Meinung völlig geändert, und muss desshalb auch schon die ersten in den auswachsenden Ophthalmicus eingelagerten Kerne als zum Theil aus dem Ganglion, zum anderen Theil aber aus dem Ectoderm stammend ansehen.

Bei späteren Stadien löst sich natürlich auch das Ganglion und der Nervenstamm aus dem unmittelbaren Contact mit dem Ectoderm

Digitized by Google

los und sinkt mehr und mehr in die Tiefe. Bei diesem Process bilden sich wieder eine große Zahl von Ästen, ja wohl eine größere als bei irgend einem anderen Schleimcanalsystem, zufolge der enormen Vermehrung der Papillen und Ampullen, welche von der Stirn bis zur Nase hinab ein fast unentwirrbares Knäuel von Canälen und Nerven bilden.

Die obersten, d. h. dorsalsten dieser Zweige sind diejenigen, welche das Ganglion des Ophthalmicus an derjenigen Stelle mit dem Ectoderm in Verbindung halten, wo es sich von dem ventralwärts absteigenden Ganglion des Buccalis trennt. Dieselben sind auch wiederum charakteristisch für die leichte Entstehung von Plexusbildungen.

Während diese Zweige sich dem Ganglion direct anfügen, erkennt man gleich auf weiter stirnwärts gelegenen Querschnitten die ersten und ziemlich langen Zweige an den obersten Anlagen der Schleimcanäle.

Es ist bemerkenswerth, dass einige dieser Zweige noch feiner und jünger erscheinen, als die weiter nach vorn, also dem mehr peripherisch gelegenen Theile des Ophthalmicus angehörenden. Dass man daraus schließen soll, sie hätten sich später ausgezogen, erscheint mir aber doch gewagt. Wir werden weiterhin sehen, dass die Loslösung des Nervenstammes vom Ectoderm nicht regelmäßig vom Ganglion als Anfangspunkt bis zum terminalen Ende des Nerven fortschreitet, sondern hier und da rascher, an anderen Stellen langsamer geschieht. Es ist desshalb sehr wohl möglich, dass auch dieser basale Theil des Nerven länger dem Ectoderm angelegen hat, und dass desshalb die dorsalsten Zweige weniger differenzirt sind, als weiter terminal gelegene; sie könnten aber auch später gebildet sein, zumal mehrere von ihnen Zweige zweiter und dritter Ordnung zu sein scheinen.

Gleich auf diese feineren, meist nur 1—2 Fasern starke Zweige folgt ein sehr langer Zweig, der wohl 4—6 Fasern stark ist. Man muss aber mehrere Schnitte frontalwärts gehen, um seine Einmündung in den Ophthalmicus zu finden, woraus folgt, dass auch dieser Zweig schon einen geschwungenen Verlauf nimmt (Taf. 17 Fig. 9 *Sup.orb.*).

Für Denjenigen, welcher diese Beobachtungen wiederholt, sei es auch an Embryonen einer anderen Selachierart, will ich gleich eine kleine Warnung hinzufügen. Neben dem Stamme des Ophthalmicus superficialis liegt ein Weniges weiter nach innen der Stamm des Nasociliaris oder Ophthalmicus profundus (Taf. 17 Fig. 9 *Ophth.*

Digitized by Google

prof.). Beide Stämme sind von nahezu gleicher Stärke, beide haben auch gleich complicirt gebildete terminale Verzweigungen. Bisher habe ich noch keine Vermischung ihres Fasernetzes gesehen, halte es aber doch nicht für unmöglich, dass eine solche stattfindet. Man möge sich aber nicht irre führen lassen, wenn man abgeschnittene Zweige des einen oder des anderen ins Auge fasst: ihre Verbreitungsbezirke im Ectoderm sind offenbar sehr geschieden. Einen Unterschied aber möchte ich hier andeuten: im Nasociliaris findet man auch noch in terminaleren Partien des Stammes echte Ganglienzellen, beim Ophthalmicus superficialis habe ich bisher keine Spur davon gefunden. Die ursprüngliche Entstehung des Nasociliaris aus Zellen der vordersten Partie der Trigeminusplatte macht das verständlich, wie ich es in einer späteren Studie ausführlicher darlegen werde.

Der Ophthalmicus superficialis tritt nun immer näher an das Ectoderm heran, und so kommt man auf Querschnitten an diejenige Region, wo er, dem Ectoderm beinah angelagert, nach unten hinabsteigt. Durch den Embryo gelegte Querschnitte müssen ihn desshalb fast der Länge seines Laufes nach treffen. Das geschieht auch, und man kann deutlich sehen, dass er, nur durch wenige Mesodermzellen getrennt, neben dem gleichfalls der Länge nach durchschnittenen Canalis supraorbitalis liegt (Taf. 17 Fig. 1). Das Epithel dieses Canalis ist bereits deutlich zu auf einander folgenden Papillenanhängen differenzirt: im Centrum jeder Papillenanlage (Taf. 17 Fig. 1 *Pap*) liegen mehrere Schichten runder Zellen, um sie herum stehen sehr zahlreiche, gebogene, aber doch schmale, stab- und stilettförmige Zellen, welche gegen das Centrum convergiren, so dass eine so durchschnittene Papillenanlage wie die Knospe einer eben sich öffnen wollenden Rose oder Camelie aussehen, nur mit dem Unterschiede, dass die äußeren Blätter schmal und gekrümmt stäbchenförmig erscheinen, während die inneren kegelförmig gestaltet sind (Taf. 17 Fig. 2 *Pap.*).

Da ich mich an dieser Stelle mit der inneren Structur und Differenzirung der Papillen und Ampullen nicht beschäftigen will, so übergehe ich Alles, was auf dieselben weiter Bezug hat: nur darauf kommt es mir hier an, die Beziehungen dieser Organe zu den Zellen aufzuklären, welche den dazu gehörigen Nerven bilden. Es ist freilich kaum möglich, darüber zu ganz sicheren und detaillirten Einsichten zu gelangen, in so fern es zweifelhaft bleibt, welche Zellen der Schleimcanalanlage, resp. der Papillen und Ampullen den Mutterboden der fort und fort neu producirten Nervenzellen abgeben: ob die runden centralen Zellen, ob die gebogenen stäbchen-

Digitized by Google

förmigen peripherischen, oder ob drittens noch ein anderes Element hinzutritt: indifferentere benachbarte Ectodermzellen. Indessen wird sich hoffentlich bald Gelegenheit finden, auch diese Frage zu lösen und die Entwicklung und Differenzirung des Ectoderms zu Schleim- und Seitencanälen, resp. zu Drüsen- und Sinneszellen eingehend darzustellen.

Hier begnüge ich mich mit der folgenden Angabe. Schon auf früheren Stadien ließ sich constatiren, dass an der Basis jeder späteren Papille, zuerst innerhalb der Epithelschicht, nachher zwischen ihr und der anliegenden Mesodermmasse die Nervenzweige mit einer kleinen rundlich ovalen Zellanhäufung (vgl. pag. 263) beginnen, die sich dann zu ein oder zwei Zellen starken Zweigen ausziehen und den Stamm erreichen.

An dem vorliegenden, schon weiter fortgeschrittenen Supraorbital-Canalsystem haben sich diese Zellen bereits vermehrt, wie denn auch aus solchen stärkeren terminalen Klümpchen von Nervenzellen stärkere Zweige hervorgehen und sich dem Stamme anfügen. Taf. 17 Fig. 2 bis 5 zeigt drei solcher Bildungen. Aus diesen Klümpchen gehen feine Fasern zu den Zellen jeder anliegenden Papillenanlage ab, — mit welchen ihrer Zellen sie sich in Verbindung halten, lasse ich, wie gesagt, hier auf sich beruhen.

Dieses Stadium der Papillen- und Nervenbildung soll nun den Übergang bilden zur Darstellung des weiteren Schicksals je einer Papille und ihres zugehörigen Nervenzweiges.

Die Entwicklung der Papillen setzt sich durch viele Stadien fort. Wenn einige Papillen bereits einen lang ausgezogenen Gang haben, befinden sich andre noch in dem allerersten Anfang ihrer Anlage, und nach ihnen bilden sich noch viele aus, die einstweilen noch im Ectoderm nur potentia vorhanden sind.

Ich will hier den Beginn einer solchen Papille von einem bereits beträchtlich weit entwickelten Embryo von *Pristiurus* kurz beschreiben. Die Papillen — es liegen vier neben einander — stellen eine knopfförmige, nach innen gerichtete Verdickung der inneren Schicht des Ectoderms dar. Diese innere Schicht ist aber selbst wieder zweischichtig, und so ist auch die beginnende Papille mit zweischichtigen Wandungen ausgestattet. Ein eigentliches Lumen existirt noch nicht, an einer oder der anderen Papille erkennt man aber einen schmalen Centralspalt, aus welchem später das Lumen wird, welches dann auch nach außen sich öffnet. Die Zellen, welche die Wandung bilden, sind einfache, cubische, an einander abgeplattete Körper

Digitized by Google

mit kugeligem Kerne: Absonderliches ist von ihnen nicht zu melden. In beiden Schichten finden sich karyokinetische Figuren.

Am Grunde einiger Papillen sieht man einzelne, unbestimmt begrenzte, plasmatische Fortsätze, aber da die Conservirung das umliegende Mesodermgewebe von dem Ectoderm abreißt und künstlich einen ähnlichen Zwischenraum schafft, wie wir ihn schon oben zwischen Ganglien und Mesoderm kennen lernten, so lässt sich nicht sagen, was diese plasmatischen Fortsätze vorstellen. Wir werden gleich darauf zurückkommen. Erwähnenswerth scheint mir noch, dass die Zellen derjenigen Schicht, welche das spätere Lumen begrenzen, weniger dicht stehen, als die der anderen Schicht, welche vom Mesoderm umgeben wird.

Die eben beschriebenen Papillen gehören zum Bereich der Supraorbital-Canäle, liegen aber der Mittellinie näher und ziemlich dorsal.

Etwas ventraler gelegene Papillen zeigen schon eine weitere Differenzirung. Vor Allem haben sie schon ein Lumen, das als runder Hohlraum die Papille durchzieht und sich auf der Haut öffnet. Aus der Knopfform der einzelnen Papille ist eine Sackform geworden, die Zweischichtigkeit ist an der Öffnungsseite noch gut ausgeprägt, aber auf der geschlossenen Bodenseite stehen die Zellen unregelmäßig. Die Zellen selbst haben sich zumal am Grunde der Papille pyramidenförmig ausgezogen und convergiren alle gegen einen Centralpunkt, der auf dem letzten Drittel des Lumens gelegen ist. Die Zellen dieses letzten Drittels haben einen langen, nach innen gerichteten Abschnitt, dessen Inhalt ein mattgrau gefärbtes, körniges Gerinnsel darstellt, welches trotz der Doppelfärbung der Schnitte mit Carmin und Hämatoxylin von keinem der beiden tingirt worden ist. Die Kerne liegen näher dem Grunde und sind zufolge der jetzt lang ausgezogenen Gestalt der Zellen oval. Kerntheilungsfiguren sieht man vorwiegend innerhalb der Zone der ungefärbten inneren Zellabschnitte in größerer Zahl. Aber auch die äußere Zellschicht lässt sie zahlreich genug erkennen, und kaum eine Papille ist zu sehen, deren 5 oder $7^1/_2$ μ dicker Längsschnitt nicht eine oder zwei karyokinetische Figuren enthielte.

Am Grunde des Sackes aber erkennt man einige runde Kerne; ihr Plasma ist matt violett, also doppelt gefärbt und steht in directer Verbindung mit einigen ähnlichen Zellen, welche außen der Papille dicht anliegen, ja sogar mit einem Theil ihres Plasmas in dieselbe eindringen. Gelegentlich sieht man auch den Kern solcher Zellen

Digitized by Google

halb in der Papille, halb aus ihr heraustretend. Das Plasma dieser außen liegenden Zellen ist gleichfalls matt violett gefärbt. Sie stehen nicht mit ihrer Längsachse parallel zu der Längsachse der Papille, sondern beträchtlich schräg dazu, — als wären sie durch einen von andrer Richtung kommenden Zug schräg gerichtet worden. Verfolgt man auf dem nächsten Schnitt diese außen liegenden Zellen, so sieht man, dass sie mit einem schmalen Klümpchen ähnlicher Zellen in Verbindung stehen, diese wiederum sieht man sich in einen aus zwei Zellen starken Strang sich fortsetzen, und schließlich endigt derselbe, indem eine Zelle sich an die andere linear ansetzt. Dieser lange Strang ist freilich auf den vorliegenden Schnitten nicht weiter zu verfolgen, aber weiter ventralwärts sieht man ähnliche Stränge, welche schließlich in den embryonalen Nervus ophthalmicus superficialis übergehen.

Was wir bei dieser Strangbildung vor uns haben, ist die embryonale Bildung eines sensiblen Nervenzweiges (Taf. 18 Fig. 1—12).

Verfolgen wir diese Bildung zunächst noch in höhere Differenzirungsstadien.

In dem schmalen Zellklümpchen, das den Ausgangspunkt des Stranges dicht an der Papille bildet, sehen wir oft karyokinetische Figuren (Taf. 18 Fig. 6), woraus folgt, dass die Kerne resp. die Zellen, aus denen der Strang gebildet wird, zunehmen. Aber gleichzeitig sehen wir auch, dass am Boden der Papille (Taf. 18 Fig. 5) die Zellvermehrung fortdauert, und dass fortgesetzt von ihr aus Zellen in den Strang übergehen; das Klümpchen vergrößert sich dadurch, und es lagern sich mehrere Zellschichten unregelmäßig an einander. Je jünger die Papille ist, um so schmaler ist das Klümpchen, ja bei den eben beginnenden Papillen sieht man nur je eine Zelle aus der Papille hervortreten, und den Strang erkennt man als eine einzelne Reihe an einander gereihter Zellen.

Weiter entwickelte Papillen finden sich nun theils im Bereich des Infraorbitalcanals, theils auch am Rücken in der Nähe des Aquaeductus vestibuli, also in nächster Nähe der Ohrblase. Welchem Canalsystem und welchem Nervenstamm diese letzteren angehören, möge einstweilen dahingestellt bleiben. An ihnen aber erkennt man nun schon eine deutliche Differenzirung im Bau der eigentlichen Papille und ihres Ganges. Letzterer bleibt nach wie vor von doppelter Zellschicht umgeben, die Zellen sind cubisch resp. kuglig abgeplattet, der Kern rund, Zelltheilungen finden sich vorwiegend in der

Digitized by Google

inneren, dem Hohlgang zugekehrten Seite. Die Papille selbst dagegen ist meist einschichtig: ihre anfänglich auch doppelschichtig gestellten Zellen haben sich durchgehends lang ausgezogen und neben einander gestellt. Die Kerne sind länglich oval, die Zellen conisch, mit hellgrauem, ungefärbten körnigen Inhalt auf der gegen das Lumen gekehrten Hälfte. Am Grunde der Papille sieht man wieder, wie einige Zellen in unregelmäßiger Weise über einander gelagert sind, und wie ihr Plasma mit dem Plasma der Zellen in Verbindung steht, welche den Strang beginnen, der von dieser Papille in der axialen Richtung ihres Lumens nach der Stirn zu verläuft.

Der Strang hat nun schon eine viel breitere Verbindung mit den Bodenzellen der Papille, als auf dem vorher beschriebenen Stadium, auch ist im Zusammenhange damit, aus dem Klümpchen von wenigen Zellen, aus welchem allmählich der nur eine Zelle starke Strang hervorging, eine breitere und vor allen Dingen längere Zellanhäufung hervorgegangen, in der man bis zu vier Zellreihen neben einander gelagert sieht (Taf. 18 Fig. 8, 9). Sehr häufig findet man in dieser Zellmasse karyokinetische Figuren. Der Strang, der aus ihr hervorgeht, verschmächtigt sich allmählich, ob er aber bis zu einer Zell-Breite herabsinkt, kann ich leider nicht constatiren, da ich ihn auf seinem langen Wege nicht bis zu Ende verfolgen kann, wegen der Unmöglichkeit, ihn von zahlreichen anderen, daneben liegenden Strängen auf denjenigen Schnitten zu unterscheiden, welche ihn nicht mehr in der Längsrichtung, sondern schräg treffen. So kann ich auch nicht feststellen, wohin er sich schließlich wendet, aber auf Längsschnitten und an den Strängen anderer Papillen bleibt kein Zweifel bestehen, **dass diese Stränge kettenartig an einander gereihter Ectodermzellen die embryonale Bildung der Nerven der Schleimcanäle vorbereiten** (Taf. 17 Fig. 11—13, Taf. 18 Fig. 10 u. 11).

Verfolgen wir nun die weitereren Schicksale eines solchen Stranges.

Anfänglich sind die Stränge, welche aus den Schleimcanalpapillen als aus ihrem Mutterboden herauswachsen, nichts als von homogenem Plasma umgebene Kerne. Zelle reiht sich an Zelle, ihre Grenzen zu unterscheiden ist anfänglich unmöglich, zumal begreiflicherweise keine Spur einer Membran zu beobachten ist. An der Basis der Stränge, also dicht an der Papille, liegen, wie schon oben beschrieben, die Zellen öfters und besonders in späteren Stadien neben einander, so dass ein Querschnitt 2—6 Zellen trifft. Meistens aber sind von Anfang an nur einreihige Zellketten vorhanden; doch

Digitized by Google

ist eine bestimmte Regel nicht zu erkennen. Verfolgt man auf Querschnitten einen solchen Strang, so behält er fortdauernd denselben plasmatischen Charakter. Bei den mit Sublimat getödteten Embryonen, die erst mit Carmin und dann mit Hämatoxylin nachgefärbt sind, ist der Kern röthlich violett, das Plasma grauviolett. Von den umliegenden Mesodermzellen sind die Nervenzellen durch dieses grauviolette Plasma leicht zu unterscheiden. Die Mesodermzellen haben keine oder nur geringe Plasmamasse um den Kern, letzterer liegt in einem Netz feinster, fast ungefärbter Fasern. An der grauvioletten Plasmamasse erkennt man aber die durchschnittene Nervenzelle auch inmitten dieses Mesodermfasernetzes, selbst wenn der Schnitt nur das Plasma und nicht den Kern getroffen hat. Liegen auf solchem Querschnitte, was häufig der Fall ist, zwei Nervenkerne neben einander, so ist es nicht möglich, ihre Plasmabezirke von einander zu unterscheiden, der ganze Strang macht eben den Eindruck einer homogenen Plasmamasse, in welche zahlreiche Kerne an einander gereiht sind.

Macht man Querschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von 2,7 mm Größe, so trifft man auf den vordersten Schnitten, welche noch vor den Nasengruben liegen, zahllose Papillen im Anfangszustande ihrer Bildung (Taf. 19 Fig. 7—10). Von all diesen Papillen gehen Stränge, oder, wie ich sie jetzt schon nennen will, Nerven in dem eben beschriebenen rein plasmatischen Zustande aus. Die Schnitte treffen sie theils quer, theils schräg, theils horizontal. Da aber all diese Nerven gegen den vordersten Theil des N. ophthalmicus superficialis convergiren, welcher vom Rücken über dem Auge herkommt und mit seinem vorderen Theil gegen die Nase zu sich umbiegt, so treffen die Schnitte die einzelnen plasmatischen Nervenfasern, je mehr sie sich dem Nervenstamme nähern, immer mehr auf dem Querschnitte und in immer größerer Nähe zu einander. Auf denselben kann man auf zahlreichen Bildern die Beschaffenheit der plasmatischen Anfangsstadien erblicken und sich überzeugen, dass in der That durchgehends nichts als grauviolettes Plasma mit Kernen vorliegt. Der Kern ist meist rings von Plasma umgeben. Diese einkernigen plasmatischen Nervenzellketten durchziehen das Fasernetz der Mesodermzellen in allen Richtungen, ohne dass eine andere Beziehung zwischen beiden Gebilden zu entdecken wäre, als dass solche feinste Ausläufer der Mesodermzellen sich gelegentlich an Nervenzellen ansetzen und bei ihrem Aneinanderlegen also auch zwischen sie eingeklemmt werden können. Ob hierdurch frühzeitig

Digitized by Google

auch Mesodermkerne zwischen die Nervenfasern gerathen, möge zunächst dahingestellt bleiben, es wäre aber nicht nur nicht unmöglich, sondern sogar wahrscheinlich (Taf. 19 Fig. 13, Taf. 18 Fig. 11, Taf. 17 Fig. 11—13).

In einigen der Zellen, welche im Querschnitte getroffen sind, wird man aber doch einer Differenzirung gewahr, welche von wesentlichster Bedeutung ist. In dem grauvioletten Plasma erkennt man nämlich mit großer Deutlichkeit eine kreisrunde, hellglänzende Stelle, welche den ganzen Schnitt durchsetzt, also beim Heben und Senken des Tubus als ein glänzender Cylinder in der Plasmamasse verfolgt werden kann. Der Kern wird auf diesem Anfangsstadium durch das Auftreten dieses glänzenden Cylinders gar nicht afficirt, er liegt als runde Scheibe daneben, resp. liegt dieser glänzende Cylinder neben dem Kern (Taf. 19 Fig. 11 *ax*). Diesen Cylinder erkennt man auch hin und wieder an solchen Querschnitten der grauvioletten Nervenplasmamasse, die keinen Kern getroffen haben, — er muss also als glänzender Faden größere Strecken der Nervenzellen durchziehen. Ich wiederhole aber, dass er einstweilen nur auf einem Bruchtheile der Querschnitte zu sehen ist, nicht einmal auf der Hälfte. Hin und wieder habe ich in demselben Strange zwei resp. sogar drei solcher Cylinder bemerkt, aber dann waren auf demselben Schnitte oder auf den folgenden auch zwei oder drei Kerne zu sehen, es handelte sich also dabei um mehrere Zellen. Am häufigsten aber war er in denjenigen Schnitten zu erkennen, auf welchen auch die Kerne durchschnitten waren, woraus wohl geschlossen werden darf, dass er in der Umgebung der Kerne zuerst auftritt.

Diese hellen Cylinder trifft man aber nicht in den Zellen an, welche an dem Anfangstheil der Nerven, dicht am Boden der Papille sich finden; sie treten erst an den weiter entfernten Partien des Nerven auf.

Etwas weiter entwickelte Stadien gewähren das folgende Bild.

Von dem Boden der Papille geht zunächst jene Platte von rein plasmatischen Zellen aus, in denen sehr häufig Kerntheilungsfiguren angetroffen werden. Eine, oft zwei bis drei Zellen breit, erstreckt sich diese Platte durch die Mesodermelemente nach innen hinein und verdünnt sich bald zu einem, nur eine höchstens zwei Zellen enthaltenden Strange oder Kette, in der sich der Länge nach Zelle an Zelle reiht. Auf Horizontalschnitten sieht man dieselben lang aus-

Digitized by Google

gezogen, ihr Kern ist oval oder spindelförmig, $^1/_3$ der Länge der Zelle messend (Taf. 17 Fig. 12, 13 *Schw.*). Die Zellen verschmälern sich da, wo zwei an einander stoßen. Durch die ganze Zelle sieht man nun den hellglänzenden Cylinder (Taf. 17 Fig. 12, 13 *ax*) ziehen, der sich an ein gleiches Gebilde der benachbarten Zellen anschließt, an den betreffenden Kernen vorbeizieht und rings von Plasma umgeben wird. Auf Querschnitten dieses Stadiums ist der hellglänzende Cylinder nicht mehr bloß ein schmales Pünktchen inmitten des mattvioletten Plasmas, sondern er hat sich auf Kosten des letzteren vergrößert, und nimmt einen wesentlich größeren Raum ein, wird aber immer noch von einer feinen Plasmaschicht umgeben. Der Kern verdrängt ihn aber noch aus seiner sonst axialen Lage, so dass man neben dem kreisrunden Kerndurchschnitt den hellen Cylinder inmitten einer dünnen Plasmaschicht zur Seite liegen sieht.

Vielfach liegen eine oder mehrere einreihige Zellketten so dicht an einander, dass kein Zwischenraum bleibt: man erkennt dann aber jedes Mal, wo zwei Kerne dicht neben einander liegen, auch zwei hellglänzende Cylinder. Und das sowohl auf Horizontal- wie auf Querschnitten.

Verfolgt man nun wiederum auf Längs- oder Querschnitten eine Anzahl solcher einreihiger Zellketten, so erkennt man, wie sie mehr und mehr convergiren und schließlich zu einem Stämmchen sich zusammenschließen. Auf dem Querschnitt sieht man solche Stämmchen aus einer Anzahl Kerne mit daneben und dazwischen liegenden hellglänzenden Cylindern bestehen, auf dem Längsschnitt hat man das Bild zahlreicher länglich ovaler oder spindelförmiger Kerne, von deren beiden Polen deutliche hellglänzende, von dünner Plasmascheide umgebene Cylinder auslaufen. Natürlich gehen diese Cylinder auch über, unter oder neben den Kernen vorbei.

Damit aber haben wir das Bild eines Nerven, wie er sich typisch überall zeigt. Die Kerne sind die Schwann'schen Kerne, die hellglänzenden Cylinder sind die Achsencylinder, das Plasma ist der Mutterboden der Schwann'schen und der später auftretenden Markscheide. Diese vier, den typischen Nerven bildenden Elemente sind mithin ausschliefsliche Produkte der zur Bildung der einzelnen Nervenfasern kettenartig an einander gereihten Ectodermzellen.

Digitized by Google

2. Differenzirung der die Ganglien bildenden Embryonalzellen zu Ganglienzellen und Nervenzellen; Bildung der Ganglienzellkapseln.

Zur gründlichen Erörterung des obigen Themas müsste ich eigentlich etwas weit ausholen und die Bildung der Ganglienleiste, ja des Medullarrohres von Neuem erörtern, trotzdem oder gerade weil über diese Dinge schon so viel beobachtet und geschrieben worden ist. Aber ich kann mich an dieser Stelle darauf beschränken, die einzelnen Ganglien als gegeben, als Theilproducte der Ganglienleiste anzusehen, und nur ihre innere Differenzirung, die Ausbildung wirklicher Ganglienzellen, ihre Beziehungen zu den Nervenfasern, sowohl den peripherischen wie den Wurzelfasern, und die Entstehung und Bedeutung der Ganglienzellkapsel zu schildern. Des Neuen und Unerwarteten wird es dabei genug geben, und eine folgende Studie wird sich mit der ursprünglichen Bildung des Medullarrohres und seiner Differenzirung beschäftigen.

Als Grundlage für die Angaben, welche jetzt folgen sollen, nehme ich das Ganglion, welches dem N. ophthalmicus superficialis major zugehört. Es stammt aus der Facialis-Acusticusplatte, in welcher es, wie wir wissen, die am weitesten nach vorn vordringende Partie bildet.

Sobald sich dieses Ganglion aus der Facialisplatte als ein von den übrigen Componenten derselben Geschiedenes abgesondert hat, besteht es aus einer beträchtlichen Anzahl von Ganglienleistenzellen, die ihrerseits nichts sind, als Abkömmlinge des Ectoderms, — ob mit oder ohne genetische Vermittlung der Medullarplatte mag an dieser Stelle unerledigt bleiben. Eben so will ich auch ununtersucht lassen, wie viel Zellen des Ganglions von Anfang an aus der lateralen Ectodermpartie abstammen, die als zweiter Mutterboden für dasselbe anzusehen ist, und aus welcher später, in der oben angegebenen Weise, das gesammte Zellmaterial der peripherischen Theile des N. ophthalmicus superficialis herstammt. Letztere Quelle ist wahrscheinlich sehr ergiebig, vielleicht ergiebiger, als der eigentliche Ganglienleistenantheil. Jedenfalls erkennt man schon sehr frühzeitig, dass eine beträchtliche Anzahl derjenigen Elemente, welche später das Ganglion bilden, als spindelförmige Zellen zwischen Medullarrohr und Ectoderm da liegen und den Eindruck machen, als seien sie durch Zug zu dieser spindelförmigen Gestalt gebracht und aus dem Ectoderm herausgezerrt, mit dem ihr peripherisches Ende noch in Contact zu stehen scheint. Ähnliche spindelförmige

Digitized by Google

Zellen zeigen alle Kopfganglien, eine Erscheinung, die wohl davon abzuleiten ist, dass der Zug, der auf die Zellen durch die rasche Differenzirung des Branchialapparates hervorgebracht wird, bei dem Fortbestehen ihres Zusammenhanges mit dem lateralen Branchialectoderm das Ausziehen zur Spindelform mit sich bringt. Wie vielen Antheil daran eine bereits bestehende wirkliche Faserbildung hat, vermag ich freilich nicht zu sagen, obwohl viele von den Zellen in lange Fortsätze ausgezogen sind; keinesfalls darf die Mehrzahl der Zellen, welche das Ganglion bilden, als Glieder bereits bestehender Kettenfasern angesehen werden; sie liegen wahrscheinlich nur lose neben einander. Später werde ich die Gründe aus einander setzen, die mich zu dieser Auffassung geführt haben.

Es wäre nun nicht richtig, alle die Zellen, welche das Ganglion bilden, für künftige Ganglienzellen zu halten. Eine beträchtliche Zahl, vielleicht die größere Hälfte derselben, werden nie Ganglienzellen, sondern begnügen sich mit der Rolle der Nervenzellen, ihre Kerne werden SCHWANN'sche Kerne. Wir werden das gleich des Näheren zu erkennen haben. Es ist mir freilich noch nicht gelungen, den Unterschied beider Zellarten frühzeitig in den Kopfganglien festzustellen, während das verhältnismäßig leicht bei den Spinalganglien gelingt, wie wir weiter unten sehen werden. Legt man aber der Beobachtung ein etwas vorgeschritteneres Stadium zu Grunde, etwa das Stadium *L'* BALFOUR's, so zeigt sich ein gewisser Gegensatz zwischen der äußeren Schicht des Ganglions, und der inneren. Erstere ist die wesentlich dünnere, ich nenne sie die Rindenschicht, da sie nur eine, höchstens zwei Zellen dick zu sein scheint, aber sie hat doch einen stärkeren Antheil an der äußeren Erscheinung des Ganglions, da sie es ist, welche die bereits bestehenden Wurzel- und peripherischen Fasern liefert. Die innere stärkere Schicht nenne ich die centrale oder Ganglienzellschicht.

Verfolgt man auf Längsschnitten das Ganglion des Ophthalmicus superficialis, so erkennt man, dass diejenigen Schnitte, welche der Peripherie näher liegen, durch Faserzüge ausgezeichnet sind, die das Ganglion von einem Pole zum anderen durchsetzen. Es ist nicht möglich, eine solche Faser isolirt zu untersuchen, und darum ist nicht zu entscheiden, in welchen Beziehungen diese Faserzüge zu den darin resp. darum liegenden Ganglien- und Nervenzellen stehen. Verfolgt man aber die Wurzelfasern oder die peripherischen

Digitized by Google

Fasern bei ihrem Übertritt auf resp. in das Ganglion, so sieht man, dass sie aus einander treten und der Hauptsache nach in der Rindenschicht des Ganglions weiter verlaufen. Dass sie kernhaltig sind, erkennt man ferner auf denjenigen Schnitten, welche durch die Sagittal- oder Frontalebene des Ganglions gegangen sind, denn man sieht auf ihnen am Rande, in gewissen Entfernungen von einander, aber in plasmatischem Zusammenhange mit einander stehend, eine Schicht Kerne, welche offenbar nichts Anderes darstellen, als diese Rindenschicht und ihre Faserbildung im Profile. Am peripherischen Ende des Ganglions sieht man ferner, wie diese Rindenschicht convergirend in den peripherischen Nervenstamm übergeht, so weit dieser schon gebildet ist und frei vom Ectoderm verläuft, mit dem er freilich in der auf pag. 264 dargestellten Weise in steter Verbindung behufs Herstellung der Äste und Zweige des Nerven verbleibt.

Vergleicht man nun um diese Zeit die Zahl der Fasern des Nerven, auch nur im großen Durchschnitt, mit der Zahl der Zellen des Ganglions selber, so wird man sofort finden, dass letztere die erstere sehr stark übertrifft. Wollte man also annehmen, dass die Fasern, welche den peripherischen Nervenstamm jetzt bilden, als Ausläufer aus den Ganglienzellen herstammen, die zu derselben Zeit im Ganglion gefunden werden, so müsste man jedenfalls einräumen, dass eine große Zahl der Ganglienzellen an dieser Faserbildung keinen Antheil nehmen. Und prüft man auf feinen Schnitten die Zellen, welche das Ganglion zusammensetzen, so sieht man in der That zwischen jenen oben beschriebenen peripheren Fasersträngen viele Zellen, welche an einander mehrseitig sich abplatten, andere, welche als Kugeln dazwischen liegen und wiederum andere, welche mehr oder weniger die Spindelform angenommen haben. Von keiner dieser Zellen aber kann man mit irgend welcher Sicherheit behaupten, sie stünden im Zusammenhang mit den Fasersträngen.

Blickt man andererseits bei demselben Embryo auf die Verhältnisse des Ganglions des N. buccalis, des zweiten aus der Facialisplatte hervorgehenden Schleimcanalnerven, welcher seiner Richtung halber eben so wie sein Ganglion bei Frontalschnitten im Querschnitt getroffen wird, so kann man sich noch besser überzeugen, dass die Zahl der von diesem Ganglion abgehenden Fasern seines Stammes bei Weitem geringer ist, als die Zahl der das Ganglion bildenden Zellen.

In beiden Fällen also muss man zugeben, dass, so wahrscheinlich es sei, dass die Rindenzellen der beiden Ganglien kettenartig zusammenhängende Fasern herstellen, so wenig Sicherheit bestehe,

Digitized by Google

dass centraler gelegene Zellen sich an dieser Faserbildung betheiligen. Die Möglichkeit indess, dass eine gewisse Anzahl solcher centraler gelegener Zellen, die aber doch nicht eigentliche Ganglienzellen sind, bei der Faserbildung sich betheiligen, soll hier keineswegs in Abrede gestellt werden, nur muss angenommen werden, dass eine große, ja wohl die größte Zahl dieser centralen Zellen keine Fasern aussenden, auch nicht mit kettenartigen Fasern bereits in Zusammenhang stehen.

Während nun aber der peripherische Nervenstamm in der Weise, wie wir oben sahen, durch fortschreitende Differenzirung von Ectodermzellen an Ausdehnung wächst, wächst gleichzeitig das Ganglion sowohl in seiner centralen Zellenmasse wie auch in der Zahl der die Rinde bildenden Zellen, und das Wachsthum dieser beiden Zellarten führt gleichzeitig zu einem stärker ausgesprochenen Unterschiede in ihrer äußeren Erscheinung. Die centralen Zellen nämlich erscheinen blasser und von homogenerem Plasma mit größerem Kerne gebildet, in den kleineren Rindenzellen hingegen zeigt sich eine stärkere Ansammlung von Chromatinkörnchen, die ihnen ein dunkleres Ansehen giebt und es erleichtert, centrale und Rindenzellen gleich beim ersten Blick zu unterscheiden.

Zwischen den centralen blasseren Zellen bemerkt man aber dennoch eine Anzahl dieser körnchenreicheren Rindenzellen, von deren Betheiligung an der Faserbildung ich bereits sprach. Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob dieselben durch Einwanderung von der Rinde zwischen die centralen Zellen gerathen sind, oder ob sie von Hause aus dort sich befanden und erst nachträglich durch die stärkere Accentuirung ihres Chromatinreichthums von den blasseren und etwas größeren centralen Zellen leichter unterscheidbar werden. Ich habe Gründe, die ich weiter unten hervorheben werde, die erstere der beiden Alternativen für die richtige zu halten.

Gleichzeitig aber mit dem Eindringen und Ausbreiten der chromatinreicheren Rindenzellen zwischen den blasseren centralen Zellen des Ganglions sieht man in allen Hirn- wie Spinalganglien einen überaus lebhaften Zellvermehrungsprocess vor sich gehen. Und wiederum sind es die chromatinreichen Rindenzellen, welche diesen Vermehrungsprocess durchmachen.

Zunächst stellt er sich dar in einer großen Zahl von normalen Mitosen, die in allen Phasen beobachtet werden. Hat dieser Process in den Ganglien einmal begonnen, so kann man darauf gefasst sein, zahlreiche Chromatinkörperchen isolirt zwischen den Ganglienzellen zu

Digitized by Google

finden, jedes umgeben von einer hellglänzenden Substanz. Die Chromatinkörperchen sind in den verschiedensten Abstufungen ihrer Größe zu beobachten, von solchen an, welche mit ihrer umgebenden Substanzschicht beinah die Größe einer der Rindenzellen haben, bis herab zu wohl zwanzigmal kleineren (Taf. 21 Fig. 7 *a—w*).

Als ich zuerst auf diese Chromatinkörperchen und Körnchen aufmerksam ward, hielt ich sie für Zerfallproducte von Ganglienzellen. Ich sah sie nämlich dem N. nasociliaris auf seinem Verlauf vom G. mesocephalicum bis vorn an die Nasengrube eingefügt, und da ich wusste, dass dieser Nerv von Hause aus die vorderste Partie der Trigeminusplatte bildet, die ihre Ganglienelemente zumeist verliert, so sah ich die Chromatinkörnchen als den Ausdruck eines histolytischen Processes an. Eben so traf ich sie in ähnlicher Situation am vordersten Ende des N. ophthalmicus superficialis portio minor s. Trigemini, und da es mit diesem Nerven sich ähnlich verhält wie mit jenem, so glaubte ich um so mehr dieselbe Erscheinung auch auf dieselbe Weise deuten zu dürfen.

Ich bin indessen bei Zeiten eines Besseren belehrt worden und erkenne nun, dass es sich mit diesen Chromatinkörperchen nicht nur nicht um eine Histolyse, sondern gerade um das Gegentheil, um eine rapide Zellvermehrung handelt.

Es wird wohl nicht leicht sein, die Umwandlung der Chromatinkörperchen in neue Zellen continuirlich zu verfolgen und darzustellen. Aber wenn man mit Regelmäßigkeit die einzelnen Stadien des Gesammtprocesses auftreten sieht — ich werde weiter unten bei den Kiemenganglien und Spinalganglien noch einmal darauf hinweisen — und die jedesmaligen Resultate als Stufen eines rapiden Vermehrungsprocesses erkennt, so kann man schwerlich bezweifeln, dass die Umwandlung der Chromatinkörperchen zu Zellen sich vollzieht, und so ist man dazu berechtigt, die Details dieser Umwandlung aus den verschiedenen Bildern, die das Mikroskop offenbart, zu erschließen. Da indess die Phänomene der Mitose mir nur bruchstückweise aus eignen Forschungen bekannt sind, so gehe ich hier nicht näher darauf ein, empfehle aber um so mehr den Cytologen, ihre Aufmerksamkeit auf diese Vorgänge in den Selachierembryonen zu richten. Es will mich bedünken, als handle es sich bei dem obigen Process um multiple Kerntheilung innerhalb einzelner Zellen, da ich mir sonst die zahlreichen kleinen Chromatinkörperchen nicht erklären kann, die man in allen Kopfganglien findet, und für die sogar gewisse Stellen, wie z. B. die Verbindungsstelle des G. lateralis mit dem Wurzel-

Digitized by Google

stamme des Vagus, typisch zu sein scheinen, da sich hier derartige Phänomene mit Regelmäßigkeit beobachten lassen (Taf. 21 Fig. 6 *x*).

Verfolgt man nun auf etwas weiter entwickelten Stadien das Schicksal dieser Chromatinkörperchen, so wird man gewahr, dass sie sich durch das ganze Ganglion vertheilen (Taf. 19 Fig. 16 *x*) und den einzelnen Ganglienzellen anlegen (Taf. 21 Fig. 5 *x*, Fig. 7 *a*, *d*). Anfangs sind die Chromatinkörperchen noch vollkommene Kugeln, mit stark glänzender, dunkel gefärbter, centraler Chromatinkugel (Taf. 21 Fig. 7 *a*, *d*, *g*, *m*, *p*, *u*) und heller, ungefärbter Umgebung, auch zeigen sie noch beträchtliche Größenunterschiede. Allmählich gleichen sich letztere aus, gleichzeitig aber verändern auch einige Körperchen ihre Gestalt, platten sich in verschiedener Weise ab und legen sich den einzelnen Ganglienzellen dicht an (Taf. 21 Fig. 7 *n*, *o*, *s*, *w*). Die Chromatinkugel wird manchmal pyramidenförmig, manchmal halbmondförmig, auch ist ihre Peripherie nicht mehr so scharf gegen den hellen Zellinhalt — denn so darf ich wohl jetzt schon die helle Umgebung der Chromatinkugel nennen — geschieden, letzterer aber legt sich wie eine Kappe oder Platte der benachbarten Ganglienzelle auf.

Die nächste Entwicklungsphase stellen die einzelnen Kopfganglien mit zahlreichen und größer gewordenen Ganglienzellen dar. Fast jeder Ganglienzelle liegen ein oder zwei der jetzt zu normalen Zellen herangewachsenen Chromatinkörperchen an, und unterscheiden sich von ihr nur durch etwas geringere Größe und stärker tingirten Zellinhalt, welcher von den nun wieder in der ganzen Zelle verbreiteten kleinen Chromatinkörnchen herrührt, die durch Decentralisation aus der Chromatinkugel hervorgegangen zu sein scheinen (Taf. 21 Fig. 1—5). Die Ganglienzellen sind nach wie vor blass, haben einen sehr gleichmäßig und fein gekörnten Inhalt und einen großen kugligen Kern, der beinah die ganze Zelle ausfüllt und meist zwei, gelegentlich auch drei kleine dunklere Körnchen aufweist. Zwischen den Ganglienzellen ziehen Nervenfasern durch, mit deutlichen langen, körnchenreichen Kernen, den SCHWANN'schen Kernen, deren Tinktion eben so stark ist, wie diejenige der den Ganglienzellen anlagernden Zellen (Taf. 21 Fig. 1—4).

So erscheinen die Ganglien des N. ophthalmicus superficialis, des Buccalis, des Lateralis, also die specifischen Seitenorganganglien. Die Ganglien des Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus zeichnen sich im gleichen Stadium durch den Besitz wesentlich kleinerer Ganglienzellen aus, so dass der Größenunterschied zwischen

Digitized by Google

ihnen und den sich ihnen auflagernden, chromatinhaltigen Zellen geringer ist. Man kann sagen, dass die Ganglienzellen der letztgenannten Ganglien doppelt so groß sind, wie die aufgelagerten Zellen (Taf. 21 Fig. 5), während bei den erstgenannten die Ganglienzelle an Größe die aufgelagerten Zellen um das Drei- und Vierfache übertrifft (Taf. 21 Fig. 1—4).

Normale Mitosenbildungen fahren übrigens in allen Ganglien fort, für Vermehrung sowohl der SCHWANN'schen Kerne wie auch der aufgelagerten Zellen zu sorgen, und so sehen wir denn in höheren Embryonalstadien jede einzelne Ganglienzelle eingefasst von einer Anzahl der aufgelagerten Zellen, die unter einander in gewissen Beziehungen stehen (Taf. 21 Fig. 1—3). Fast regelmäßig nämlich liegen zwei solcher Zellen in entgegengesetzter Richtung, also, wenn man den Ausdruck gelten lassen will, an den beiden Polen der Ganglienzellen; ihr Kern hat meist eine dreieckige oder besser gesagt pyramidenförmige Gestalt; die Spitze der Pyramide ist der Ganglienzelle abgekehrt. Man sieht aber deutlich, dass dem Plasma der Ganglienzelle auch an anderen Stellen Zellen aufgelagert sind, die meistens durch feine Fasern unter einander und mit den Polzellen in der Weise verbunden sind, dass sie die Ganglienzelle ganz einschließen.

Es ist klar, was wir jetzt vor uns haben.

Die aufgelagerten Zellen stellen die Ganglienzellkapseln her, die beiden Polzellen aber sind die letzten Glieder der Nervenfaserketten, welche sich mit ihrem Plasma der Ganglienzelle anlagern und secundär mit ihr verbinden.

So unerwartet dies Resultat auch erscheinen mag, so bestimmt muss ich doch behaupten, dass die Kapseln der Ganglienzellen eben so wenig mit dem Bindegewebe zu thun haben, wie die SCHWANN'sche Scheide und die SCHWANN'schen Kerne; beide Gebilde sind vielmehr ectodermatisch.

Aber damit erschöpft sich keineswegs die Tragweite dieser Thatsache. Ihre größte Bedeutung liegt vielmehr darin, **dass die Ganglienzelle als solche gar keinen Antheil an der Bildung der Nervenfaser resp. des Achsencylinders nimmt. Was man bisher, auch bei Knochenfischen und Selachiern, als Fortsatz der peripherischen Ganglienzelle beschrieben hat, steht mit der Ganglienzelle in keinem genetischen, sondern nur in Contactzusammenhang.**

Digitized by Google

Die oben erwähnten Polzellen sind SCHWANN'sche Zellen, wie alle übrigen Nervenzellen, sie treten in Zusammenhang mit den Faserketten, welche vom Ectoderm herstammen und erzeugen in sich genau so wie jene ein Stück des Achsencylinders. Nur darin weichen sie von den anderen Nervenzellen ab, dass ihre der Ganglienzelle zugekehrte Seite sich nicht faserartig oder spindelförmig auszieht, vielmehr legt sich die Zelle wie eine Kappe oder Platte auf das Plasma der Ganglienzelle auf und scheint mit demselben zu verschmelzen. Aber da man fast immer eine ziemlich scharfe Grenze zwischen dem Plasma der Ganglienzelle und dem der Nervenzelle erkennen kann, die manchmal so bestimmt ist, dass beider Plasma an einander abgeplattet erscheint, so ist wohl anzunehmen, dass zunächst keine Durchdringung, sondern eben nur ein Contact stattfindet. Dafür spricht auch, dass in etwas späteren Stadien der Achsencylinder dieser aufgelagerten Nervenzelle sich mit seinen Fibrillen strahlenförmig über das Plasma der Ganglienzelle ausbreitet.

Aber auch die Kapselzellen haben ihr sehr eigenthümliches Verhältnis zur Ganglienzelle. Es ist bekannt, dass durch die meisten Conservirungsmethoden die Ganglienzellkapsel von dem Plasma der Ganglienzelle abgehoben wird — ja häufig macht es den Eindruck, als sei der Zwischenraum zwischen Beiden normal. Das ist indessen sicher nicht der Fall, denn man sieht auch bei Embryonen ziemlich häufig die Kapsel der Ganglienzelle dicht aufgelagert, ohne dass der geringste Zwischenraum übrig bliebe. Es kommt aber auch nicht selten vor, dass die Kerne der Kapsel nur zum Theil mit der letzteren sich abheben, während andere auf dem Plasma der Ganglienzelle liegen bleiben. Und da ist es denn bemerkenswerth, dass man fast immer, wenn die Kapselbildung begonnen hat, eine plasmatische Rindenschicht der Ganglienzelle von ihrer centralen Plasmamasse unterscheiden kann und die Kapselkerne, welche auf dem Plasma verbleiben, in eben dieser Rindenschicht vorfindet. Dieselbe erscheint etwas stärker gekörnt, als die centrale, und färbt sich mit Hämatoxylin dunkler als das centrale Plasma der Ganglienzelle. Sie beginnt sich zu bilden, wenn die ersten Kapselzellen sich der Ganglienzelle auflagern, und hält mit ihrer Vermehrung auch gleichen Schritt; somit ist es kaum zu bezweifeln, **dass die Rindenschicht durch das Plasma der Kapselzellen hergestellt wird und von Hause aus der Ganglienzelle nicht angehört** (Taf. 21 Fig. 3 *r*).

Digitized by Google

Sieht man nun weiter auf die Beziehungen der Ganglienzelle zu den an- und abgehenden Achsencylindern, so wird man bald gewahr, dass die Ausstrahlung der Fibrillen beider Fasern innerhalb dieser Rindenschicht erfolgt, woraus sich die bedeutsame Thatsache ergiebt, dass die eigentliche Ganglienzelle zunächst gar nichts mit den Nervenfasern zu thun hat, vielmehr von ihnen resp. vom Plasma der Kapselzellen, die ihrerseits aber nichts als Nervenzellen sind, umsponnen resp. umflossen wird, während erst allmählich, in noch unbekannter Weise, intimere Structur- und Functions-Beziehungen zwischen den beiden Zellarten und ihren plasmatischen Bestandtheilen sich herstellen.

Ehe ich indessen diese neue Auffassung, zu der wir durch die vorstehend dargelegten Thatsachen geführt werden, weiter erörtere, will ich die Bildung anderer sensibler Nerven behandeln und wende mich zunächst zu dem Nervencomplex, welcher den Hyoidbogen versorgt.

3. Histogenese des N. hyoideus und N. palatinus.

Die Facialis-Gangliengruppe giebt außer den sog. dorsalen Ästen, unter welchem Namen die N. ophthalmicus superficialis und buccalis verstanden werden, auch dem N. hyoideus und maxillaris externus den Ursprung. Letzterer soll uns indessen hier nicht beschäftigen, da er als Schleimcanalnerv in die Kategorie der oben behandelten Nerven fällt und histogenetisch nichts Neues liefert. Die ihn betreffenden Probleme sind wesentlich morphologisch-phylogenetischer Natur und werden an anderer Stelle abgehandelt werden. Dagegen ist der N. hyoideus als gemischter Kiemenbogennerv ein Gebilde, welches andere Verhältnisse darbietet, als die Schleimcanalnerven, und in seiner Entwicklung von ihnen abweicht.

Der N. hyoideus entspringt aus dem G. geniculi, dem am weitesten ventralwärts gelegenen Theil der Facialis-Acusticus-Ganglienplatte. Dieses Ganglion liegt vor der Ohrblase am Beginn des Hyoid-Kiemenbogens, an dessen Vorderrand. Seine vordere und Außenfläche liegt dem Ectoderm dicht an, und schon im ersten Beginn seiner weiteren Differenzirung nimmt diese Ectodermpartie Antheil daran. Bei einem Embryo von *Scyllium canicula* im Stadium *L* Balfour's sind die Ectodermzellen hier in lebhafter Vermehrung begriffen und stellen rasch eine stärkere Wucherung chromatinreicher

Digitized by Google

Zellen her, welche sich den aus der Ganglienleiste herrührenden Zellen des G. geniculi beifügen. Anfänglich sind beide Zellarten noch leicht zu unterscheiden: während die Ganglienleistenzellen spindelförmig ausgezogen erscheinen, sind die Ectodermzellen des Kiemenbogens theils rund, theils an einander eckig abgeplattet (Taf. 20 Fig. 1 u. 2 *Nz*). In wenig älteren Stadien vermehrt sich der Zellreichthum der Ectodermwucherung; dieselbe schiebt sich eben so sehr nach innen vom G. geniculi an seine Vorderseite, wie sie auch an der Vorderseite des Hyoidbogens (also an der Hinterseite der Spritzlochspalte) nach abwärts zunimmt. Die Wandung des Hyoidbogens besteht an dieser Stelle aus cylindrischen Epithelzellen, zwischen denen verschiedentliche Mitosen erscheinen, die immer an der freien Oberfläche des Cylinderepithels gefunden werden.

Während diese branchiale Ectodermwucherung sich dem G. geniculi anfügt, sind bereits Zellen des letzteren zwischen die Ektodermwandung und den Muskelschlauch der Hyoidkopfhöhle nach abwärts vorgedrungen zur Anlage des N. hyoideus (Taf. 20 Fig. 1 *N.h*). Das Wesentliche dieses Processes besteht darin, dass das G. geniculi sich ventralwärts spindelförmig zuspitzt, wobei einige seiner Zellen an einander vorbeigleiten, sich noch mehr in die Länge ziehen und wie die Zellen der Schleimcanalnerven in ihrem Plasma Achsencylinder differenziren, welche zur Bildung einer Gesammtfaser verschmelzen. Auch bei diesen Nerven, die also keine specifischen Sinnesorgane mit dem Centralnervensystem zu verbinden haben, ist die Histogenese der Nervenfaser ganz dieselbe, wie bei den Schleimcanalnerven, nur ist der Unterschied festzuhalten, dass die erste Entwicklung des N. hyoideus vom Ganglion zur Peripherie, nicht umgekehrt, geht, und dass auch auf demselben Wege der Nerv sich weiteres Zellmaterial für sein Längswachsthum beschafft, wobei freilich Zelltheilung der bereits bestehenden Faser eben so wie bei allen übrigen Nerven eine wesentliche Rolle spielt.

Am Stadium *L* und an späteren Stadien habe ich genau konstatiren können, dass von den so auswachsenden Nervenfasern des N. hyoideus einzelne Zellen schon sehr früh ihren Achsencylinder an Zellen des Ectoderms senden. Ob sie damit verschmelzen oder zwischen ihnen frei an der Oberfläche hervortreten, habe ich einstweilen nicht untersucht, da die Frage der Nervenendigungen nicht zu den Problemen gehört, welche ich diesmal zu behandeln unternahm. Nur glaube ich aussprechen zu dürfen, dass die sensiblen Hyoideusfasern zunächst vom Ganglion an die Peripherie sich begeben, nicht

Digitized by Google

umgekehrt. Ob auch der letztere Modus bei der weiteren Ausbildung des Nerven seinen Antheil hat, vermag ich vor der Hand nicht zu behaupten, freilich noch weniger in Abrede zu stellen.

Was aber in noch höherem Grade den N. hyoideus von den oben behandelten Schleimcanalnerven unterscheidet, ist sein Charakter als gemischter Nerv. In seiner Bahn verlaufen nicht bloß sensible Fasern, sondern auch die zur Innervirung der Kiemenbogen-Muskulatur bestimmten motorischen Fasern.

Ich habe mir angelegen sein lassen, auch über ihre Bildung ins Klare zu kommen, und möchte die Vermuthung aussprechen, dass sie aus demselben Zellmaterial sich aufbauen, wie die sensiblen Fasern. Ich habe Nervenzellen beobachtet, welche, in der Mitte des Hyoidbogens gelegen, ihren Achsencylinder an die benachbarte vordere Wandung der Kopfhöhle richten (Taf. 20 Fig. 4 *y*). Ob dieser Achsencylinder, der natürlich zunächst nur ein Product einer Nervenzelle ist, sich bereits mit der entsprechenden Muskelzelle in irgend welchen plasmatischen Contact gesetzt hat, vermag ich nicht zu entscheiden[1]. Die Muskelzelle aber, an welche sich der Achsencylinder begiebt, hat noch keine weitere Differenzirung aufzuweisen: sie ist eine einfache aus Plasma und Kern bestehende Embryonalzelle. Wir werden weiter unten sehen, dass man auch zu ähnlich früher Zeit embryonale Achsencylinder zwischen den Zellen der Myotome erkennen kann.

Woher stammt nun die Nervenzelle, welche den Achsencylinder liefert, der offenbar dazu bestimmt ist, motorisch zu wirken? Die motorischen Nerven der Kiemenbogenmuskulatur gehören bekanntlich zur Kategorie der Seitenhornfasern, und nach den alten Anschauungen müsste dieser Achsencylinder der Ausläufer einer Seitenhornganglienzelle sein, welche zu dem motorischen Wurzelgebiet des Facialis gehört. In der That besitzt der betreffende Embryo bereits den Anfang der Seitenhornfasern in seinem Wurzelstrange; aber behaupten zu wollen, dass eine dieser Fasern das Ganglion und den peripherischen Nervenstamm so weit durchzogen habe, um bereits bei einer

[1] In der 14. Studie und eben so in der 16. (pag. 33) habe ich hervorgehoben, dass die auswachsenden motorischen Nerven gleich von vorn herein in plasmatischen Contact mit den Myotomen treten. Ob sich diese Behauptung aufrecht halten lässt, ob es sich nicht vielleicht um zufällige Berührung, die ohne Folge bleibt und vielleicht durch die Conservirung bewirkt ist, handelt, ist mir sehr zweifelhaft geworden. Vielleicht gelingt es später, sogar die Bildung der motorischen Endplatten in ihren histogenetischen Einzelheiten zu ergründen.

Digitized by Google

embryonalen Muskelzelle angekommen zu sein, wäre doch sehr gewagt, denn es ist nicht daran zu denken, eine solche Faser isolirt verfolgen zu wollen. Aber weiter unten, bei Erörterung der Wurzelbildung dieser und anderer Nerven, werden wir Umstände kennen lernen, welche eine solche Anschauung überhaupt überflüssig, ja sogar irrig erscheinen lassen, da die motorischen eben so wenig wie die sensiblen Nerven auswachsende Fasern einer einzelnen Ganglienzelle, sondern Producte von kettenartig verbundenen Nervenzellen sind. Die aus dem Medullarrohr hervorwachsende Faser der Seitenhornnerven verbindet sich anscheinend sofort mit Nervenzellen der Ganglienleiste, und mittels derselben wird sich auch im Laufe der weiteren Entwicklung eine Nervenfaser herstellen, deren Endapparat aus eben der Nervenzelle hervorgeht, die auf Taf. 20 Fig. 3 abgebildet ist, falls nicht diese Zelle selbst sich noch vorher theilt und andere Nervenzellen oder aber Zellen des motorischen Endapparates producirt, durch welchen die Endigung der Faser resp. ihre Verbindung mit der betreffenden Muskelfaser hergestellt wird.

Die fortschreitende Entwicklung des N. hyoideus bietet aber noch weitere und sehr interessante Züge.

In den Stadien *O* und *P* Balfour's macht sich die (schon oben erwähnte) multiple Kernvermehrung auch in den Zellen des G. geniculi geltend und führt dazu, dass die Rindenzellen, ferner die Zellen der branchialen Ektodermwucherung das Ganglion durchsetzen und die Zahl der Nervenzellen in starker Weise vermehren. In seinen Einzelheiten schließt sich dieser Process durchaus dem bereits oben pag. 285 ff. geschilderten an. Ehe aber die Zellen der branchialen Wucherung sich ganz mit den Zellen des Ganglienleistentheils des G. geniculi vermischen, geht von dem vorderen inneren Winkel des letzteren die Bildung eines Nervenstammes aus, welcher sich nach innen auf der dorsalen Kante der Spritzlochwandung entlang streckt. Ich habe genau zu beobachten gesucht, ob an der Bildung dieses Nerven sich Zellen der Wandung des Spritzloches in der Weise der Schleimcanäle betheiligen, habe aber nichts derart gesehen. Vielmehr erscheint mir der neue Nerv durch das Fortschieben von Nervenzellen aus dem Ganglion geniculi zu entstehen. Freilich legt er sich der Spritzlochwandung dicht an, und da die Kuppe derselben mit der branchialen Nervenzellwucherung noch zusammenstößt, so ist es schwer zu sagen, ob die Anfangszellen des N. palatinus — denn um ihn handelt es sich hier — nicht doch aus dieser Verdickung herstammen. Aber sein weiteres, peripheres Auswachsen

Digitized by Google

geht am Vorderrande der Spritzlochspaltenwandung vor sich, ohne gleichzeitige Aufnahme aus dem Epithel dieser Wandung stammender Zellen. Wie weit freilich das Epithel resp. einzelne seiner Zellen sich zu Endorganen der Zweige des N. palatinus ausbilden und mit seinen Fasern sich verbinden, lasse ich einstweilen dahingestellt. Da aber der N. palatinus, nachdem er eine Strecke weit der Spritzlochwandung angelagert gewesen ist, sich von ihr entfernt und durch das Mesoderm durchwächst, so kann er auf diesem letzteren Wege natürlich keine neuen Epithelzellen an seinem freien Ende incorporiren, muss also am Grunde oder durch Theilung der ihn zusammensetzenden Zellen das Material zur Faservermehrung resp. zum weiteren Längswachsthum empfangen. In einem späteren Stadium sehe ich den Palatinus als einen dicken Stamm vorn aus dem G. geniculi vor dem Spritzloch nach abwärts steigen. Er kreuzt daselbst den dorsalen Theil der Spritzlocharterie und läuft dann den Gaumen entlang bis beinah zur Nase hin. Sein Stamm verschmälert sich allmählich, bis er schließlich in eine Reihe von Zweigen sich auflöst, welche nur aus je einer Zelle bestehen, in denen man nur den Kern und das Plasma erkennt, noch nicht einmal den differenzirten Achsencylinder. Es bleibt einstweilen fraglich, ob diese Endausbreitung durch Abspaltung von Zellen des Gaumenepithels bewirkt wird. Rührten die vordersten, also eben diese noch undifferenzirten Zellen aus dem Ganglion her, so müssten sie früher aus demselben hervorgegangen sein, als die späteren, welche den Stamm bilden. Letztere aber haben schon ganz deutliche Achsencylinder, ja z. Th. sogar Fibrillen in demselben. Es müssten also die ersten Zellen am längsten undifferenzirt geblieben sein — was zwar gewiss nicht unmöglich, aber doch a priori nicht wahrscheinlich ist. Indess vermag ich der vielfachen anderen Aufgaben wegen für diese, wenn auch wichtige Frage im Augenblick nicht die erforderliche Zeit zu gewinnen und muss ihre Lösung vertagen.

An dem Hauptstamme, dem eigentlichen N. hyoideus, erfolgt nun eine weitere charakteristische Entwicklung, deren Darstellung aber nur möglich ist, wenn ich vorher einige Worte über die Composition der Kiemenbogen sage, die schwerlich allen Lesern bekannt oder gegenwärtig sein wird. Ich kann mich dabei auf eine frühere Studie berufen, die vierte, welche unter dem Titel »die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier« (Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884) auf pag. 105 ff. eine Darstellung der Entstehung und Differenzirung der Gefäße des Kiemenbogens giebt.

Digitized by Google

In der erwähnten Studie wird u. A. beschrieben, wie anfänglich nur die Arterie besteht, welche vom Conus arteriosus zur Aorta verläuft, wie aber allmählich, gleichzeitig mit der Ausstülpung von Kiemenblättchen, an der Arterie kleine Schleifen entstehen, welche unter einander einen kleinen aufsteigenden Verbindungsstamm bilden, den ersten Beginn der Kiemenvenen. Diese Kiemenvenen laufen aber anfänglich nur als Nebenläufe von einem ventraleren Theil der Arterie zu einem dorsaleren. Es entstehen zwei solcher Kiemenvenen, eine hintere und etwas später eine vordere. Zwischen beiden Venenstämmchen bilden sich zwei Quergefäße, deren eines allmählich sehr groß wird und die Blutmasse des ventralen Theiles der hinteren Hyoidvene fast ganz in den dorsalen Theil der vorderen überleitet; diese letztere wird dann, nach Abschnürung der Arterie, das Hauptgefäß zur Beförderung des branchialen Blutes in die Aorta.

Inmitten dieser drei großen Gefäßstämme, oralwärts von der muskelbildenden Kopfhöhle, nach außen von den sich allmählich bildenden Kiemenbogenknorpeln verläuft nun der Kiemennerv — in unserem Falle also der N. hyoideus.

Nachdem er bis in den ventralen Theil des Kiemenbogens, sogar bis in die Nähe der ventralen Mittellinie mit seinen Faseranfängen vorgedrungen ist und in der oben bezeichneten Weise bereits einige Verbindungen mit seinen Endorganen, seien sie nun Epithelzellen der Haut oder Zellen der muskelbildenden Kopfhöhle, vorgenommen hat, geht nicht nur eine stets fortschreitende Verstärkung dieser Faserbildung vor sich, sondern es gleiten auch mit den faserbildenden Zellen Ganglienzellen ventralwärts. So sieht man denn im Stadium *P* Balfour's und auch später den Lauf des N. hyoideus mit einigen dunkel gefärbten Zellen besetzt, die sichtlich keinen Antheil an der Faserbildung nehmen, dagegen allmälich zu kleinen Agglomerationen sich anordnen, denen eine ganz bestimmte Regelmäßigkeit zukommt (Taf. 20 Fig. 5, 6 *S.g*). Und gerade die Quercommissuren der beiden Branchialvenen sind es, welche topographisch wichtig für diese kleinen Ganglien werden. Das größte derselben bleibt genau dorsal von der Quercommissur dem N. hyoideus angelagert und umgiebt mit seinen Ganglienzellen den Nervenstamm an seiner Außenseite. Dorsalwärts davon auf halbem Laufe des Nerven zwischen diesem Ganglion der Quercommissur und dem eigentlichen Ganglion geniculi (eben so auch bei den anderen Kiemennerven) liegt gleichfalls ein beträchtliches Ganglion, von dem zahlreiche Nervenfasern an die dorsale Partie der Kiemenmuskulatur gehen; dann findet man

Digitized by Google

wiederum ventralwärts von der Quercommissur der Kiemenvenen ein sehr ausgeprägtes Ganglion, und schließlich noch eine Reihe kleinerer Ganglien auf dem noch weiter ventralwärts gerichteten Laufe des N. hyoideus — desgleichen auch auf dem N. glossopharyngeus und auf den Vagusästen der übrigen Kiemenbogen.

All diese größeren und kleineren Ganglien des Hyoidbogens stammen natürlich von dem Hauptganglion, dem G. geniculi ab. Da sie sich in allen Kiemenbogen wiederfinden, so ist nicht daran zu zweifeln, dass es sich um eine normale Bildung handelt, und prüft man ältere Stadien, so erkennt man diese Zellen als kleinere Ganglienzellen und hat wohl jedes Recht, sie mit dem Namen sympathische Ganglienzellen zu belegen. In der That sind die Bildungsweise dieser Ganglien und ihre topographische Beziehung zu den großen Gefäßen der Kiemenbögen Grund genug, in ihnen die bisher vermissten sympathischen Ganglien der Kopfnerven der Selachier zu erblicken (Taf. 20 Fig. 7 *S.g*), welche also nicht, wie Onodi's Hypothese behauptete, der ich mich auch eine Zeit lang anschloss, im Verbande der Kopfganglien verbleiben. Vielleicht ist diesen Kiemenbogenganglien noch eine wichtige phylogenetische Bedeutung zuzusprechen, wenn es sich einmal darum handeln wird, sowohl den Ursprung des eigentlichen Sympathicus als auch die Urgeschichte des Gefäßsystems der Wirbelthiere in grundlegender Weise zu bearbeiten. In diesem letzteren Betrachte ist es wichtig, gleich hier zu erwähnen, dass an anderer Stelle der Nachweis geführt werden soll, wie die Atrio-Ventricularganglien durchaus mit diesen Kiemenbogenganglien seriell zu homologisiren sind, da sie aus dem letzten Vagusganglion in eben derselben Weise hervorgehen, wie diese Ganglien des Hyoidbogens aus dem G. geniculi (Taf. 20 Fig. 9, 11, 12 *At.V.G*)[1].

[1] Es ist anfänglich meine Absicht gewesen, diesen Abbildungen entsprechenden und ausführlicheren Text beizugeben: ich habe es aber unterlassen, da die zu behandelnden Probleme zu groß und zu fremdartig für die vorliegende Studie erschienen. In der That handelt es sich dabei mehr um die phylogenetische Bildungsgeschichte des Herzens und des ganzen Körperabschnittes zwischen der letzten Kieme und den Nieren, als um die Histogenese der Nerven; die Wichtigkeit der bezüglichen Probleme ist aber so groß, dass sie den Anspruch erheben dürfen, in einer oder mehreren Studien für sich allein behandelt zu werden. Sie können erst in Angriff genommen werden, wenn die Hand an die Lösung der gesammten Blutgefäßfragen gelegt wird; ich muss mich desshalb hier mit diesen Andeutungen begnügen.

Digitized by Google

Hervorheben möchte ich ferner noch, dass es mir vielfach gelungen ist, bereits in frühen Stadien — z. B. im Stadium *O* Balfour's — Nervenzellen mit beginnender Achsencylinderbildung an die noch sehr ursprüngliche Gefäßwandung der Kiemenarterie sich begeben zu sehen. Da um diese Zeit die Arterienwandung noch nicht die verschiedenen Schichten besitzt, die sie später aufweist, da zumal noch keine muskelbildende Schicht vorhanden ist, so begreift sich leicht, wie das vasomotorische Nervennetz überhaupt zu Stande kommt. Es brauchen eben nur in so frühzeitigen Stadien Nerven- resp. Ganglienzellen von diesen größeren sympathischen Kiemenbogenganglien sich an die Wandung der Gefäße, neben denen sie von Hause aus liegen, zu schieben, um allmählich durch Zelltheilung und fortgesetzte Einwanderung an die innersten Schichten der Gefäßwandung zu gelangen und schließlich von den sich anlagernden Muskelzellen und Bindegewebszellen eingeschlossen zu werden. Das Problem, welches so lange in der Anwesenheit der zahlreichen Ganglien und Ganglienzellen im Inneren der Gefäßwände lag, ist auf diese Weise leicht zu lösen. Schwieriger ist dagegen die Frage zu beantworten, ob das Nervennetz der Gefäßwandungen motorisch oder sensibel sei, und ob die Fasern, welche die Ganglien der Gefäßwandung umspinnen, zu der einen oder der anderen Classe dieser Nerven gehören. Aber da wohl viele der bisherigen Fragstellungen bezüglich des peripherischen Nervensystems durch die in dieser Studie gegebenen Aufklärungen über die Entwicklung und Histogenese desselben eine wesentliche Veränderung erleiden dürften, so mag auch diese Frage vielleicht anders zu stellen sein.

Es liegt nicht im Plane dieser Studie, eingehender derlei Detailaufgaben zu behandeln, und so begnüge ich mich mit den vorstehenden Darlegungen und Abbildungen über die Entwicklung eines typischen Branchialnerven. Wir sahen das Ganglion aus den Elementen der Ganglienleiste hervorgehen, sich mit einer lateralen, resp. epibranchialen Ectodermwucherung verbinden, welche zu zahllosen Nervenzellen und Kapselzellen sich umwandelt; wir sahen ferner den Nervenstamm aus diesen kettenartig an einander gereihten Nervenzellen hervorgehen und sich frühzeitig durch einzelne dieser Zellen mit seinen Endorganen, der Haut, dem Muskel und den Gefäßwandungen, in Contact setzen; wir sahen ferner das Auswandern von zahlreichen kleinen Ganglienzellen zur Bildung sympathischer Ganglien längs des Stammes des N. hyoideus und konnten auch die Entstehung des pharyngealen Nerven, des N. palatinus verfolgen.

Digitized by Google

Mehr von der Entwicklung eines specifischen Branchialnerven zu berichten, ist an dieser Stelle nicht meine Absicht, und so wende ich mich nun zu einem typischen sensiblen Spinalnerven.

4. Histogenetische Differenzirung eines Spinalganglions und seiner Nerven.

Über den Ursprung und die Beziehungen der Ganglienleiste zum Medullarrohre spreche ich mich auch an dieser Stelle nicht aus; dazu wird eine bessere Gelegenheit sich finden, sobald die histogenetischen Fragen des Centralnervensystems zur Erörterung gelangen. Hier nehme ich die Ganglienleiste wiederum als gegeben und behandle die histogenetische Differenzirung eines einzelnen Ganglions vom Augenblick an, wo es sich anschickt, zu einem peripherischen Nerven auszuwachsen.

Die Gestalt eines solchen Ganglions ist zu dieser Periode die einer lang gezogenen Vase (Taf. 21 Fig. 8, 10). Wo die Vase ihren stärksten Querdurchmesser besitzt, kann man auf Schnitten eine wesentliche Differenzirung der das Ganglion bildenden Zellen erkennen. Diese Differenzirung besteht in der Bildung eines Gegensatzes zwischen centralen und peripherischen oder Rindenzellen (Taf. 21 Fig. 8 u. 11 *Rz*, *Gz*). Erstere erscheinen etwas größer und zugleich blasser gefärbt als letztere, deren Zellinhalt mit sehr viel mehr Chromatinkörnchen ausgestattet ist. Von Anfang an scheinen freilich alle Zellen denselben Chromatingehalt zu haben, wenigstens giebt es in früheren Stadien, so weit ich bis jetzt habe sehen können, keinen derartigen Gegensatz.

Ist aber die Scheidung in centrale und Rindenzellen einmal durchgeführt, so tritt sofort noch eine andere Differenzirung dazu. Eine feine Längsstrichelung, die sich besonders an der inneren Seite der oberen, dorsaleren Partie des Ganglions geltend macht, wird sichtbar; desgleichen auch eine Strichelung an der äußeren ventralen Partie (Taf. 21 Fig. 9 *F*).

Diese Längsfaserung — denn um eine solche handelt es sich — ist schon von mehreren Autoren bemerkt worden, und mir ist sie seit vielen Jahren sehr gut bekannt. Aber erst in der letzten Zeit ist mir ihr Ursprung ganz deutlich geworden, und dadurch habe ich einen Irrthum einzusehen gelernt, in den ich selbst und alle früheren Autoren verfallen waren.

Digitized by Google

Die Längsfaserung ward nämlich als ein Auswachsen jener blasseren, centralen Zellen, aus denen die eigentlichen Ganglienzellen hervorgehen, angesehen. Die dorsalen Fasern sollten zu den Wurzelfasern werden, die ventralen den ersten Anfang der peripherischen Fasern bilden. In der That wird es auch so, aber der Irrthum steckt in der Meinung, dass diese Fasern durch Auswachsen der blassen centralen Zellen des Ganglions zu Stande kämen. Gerade diese centralen Zellen scheinen keinen Antheil an der Faserbildung zu nehmen, diese wird vielmehr ausschließlich durch die Rindenzellen bewirkt. Davon kann man sich überzeugen, wenn man Sagittalschnitte prüft. An ihnen erkennt man, dass die Fasern gegen beide Pole des Ganglions convergiren, aber am centralen Theile, wo die Ganglienzellen liegen, in die Peripherie aus einander weichen. Mustert man geeignete Sagittalschnitte, so findet man beim Heben und Senken des Tubus, dass an der Oberfläche des Ganglions zunächst eine oder zwei Schichten der Rindenzellen erscheinen, dann Fasern, welche über die centralen Zellen hinweglaufen, darunter erst die centralen Zellen selbst. Die stärkste Faserbildung zeigt sich auf der dorsalen Hälfte des Ganglions, von der die Wurzelfasern ausgehen; da convergiren die Fasern zu einem Bündel, welches näher der Innenseite des Ganglions gelagert ist und später in die Medulla einwächst, wie wir weiter unten näher erkennen werden.

Noch deutlicher gewahrt man die Topographie der ersten Faserbildung in den Spinalganglien auf Horizontalschnitten. Da sich die Fasern schlecht färben, sobald in ihnen schon der embryonale Achsencylinder differenzirt ist, so kann man auf Horizontalschnitten, welche natürlich für die Spinalganglien Querschnitte bilden, die Lagerung der Fasern auf das deutlichste erkennen, wie die Abbildungen auf Taf. 22 Fig. 1—9 sie geben. Der dorsalste Schnitt besteht aus wenigen Rindenzellen, ohne jede Spur einer Faserbildung. Es sind das die Rindenzellen, welche das Ganglion noch mit der Längscommissur der Ganglienleiste in Verbindung setzen. Dann folgen Schnitte, in denen bereits ein oder zwei Achsencylinder getroffen sind, die aber noch nicht bis zum Einwachsen in die Medulla vorgedrungen sind. Auf den weiteren Schnitten vermehrt sich noch die Zahl der durchschnittenen Achsencylinder, die aber zu einem Bündel vereinigt sind. Es ist dabei zu bemerken, dass die Achsencylinder meist an der dem Centrum des Ganglions zugewendeten Seite gelegen sind, während die zugehörigen Schwann'schen Kerne an der

Digitized by Google

Peripherie liegen. Allmählich werden die Schnitte im Durchmesser größer, die Achsencylinder weichen aus einander, bleiben aber immer zwischen den Rinden- und centralen Zellen befindlich, bis schließlich, noch vor der Mitte des Ganglions, nichts von ihnen mehr zu sehen ist, und der Schnitt nur eine Menge von theils blassen, theils chromatinhaltigeren Zellen getroffen hat, die mit ihren Plasmamassen sich einander anpassen. Erst auf der ventralen Seite der Ganglien trifft man wieder distincte Faserbildung und durchschnittene Achsencylinder, welche nach unten convergiren und den peripherischen Nerven in seiner ersten Anlage bilden.

Um diesen Process der Differenzirung eines Spinalganglions so sorgfältig wie möglich festzustellen, habe ich mich bemüht, die ersten Spuren der Faserbildung aufzusuchen, und habe an einem sehr jungen Embryo von *Scyllium catulus* das Folgende bemerkt.

Die Ganglienleiste besteht noch in ihrer vollen Ausdehnung von vorn nach hinten, an den mittleren Rumpfganglien ist die Differenzirung in Rinden- und Centralzellen deutlich zu erkennen (Taf. 21 Fig. 8); die Rindenschicht ist meist nur von der Stärke einer Zelle. Dorsal- und ventralwärts von den Centralzellen spitzt sich das Ganglion zu, besteht aber nur aus Rindenzellen. Sobald die Schnitte die Längscommissur der Ganglienleiste ventralwärts überschritten haben, bemerkt man an einem Ganglion, dass eine an der inneren Seite gelegene Rindenzelle ganz in der Weise der Zellen, aus welchen die Schleimcanalnerven hervorgehen, einen Achsencylinder gebildet hat, welcher gegen das Medullarrohr, dem das Ganglion anliegt, sich umbiegt, fast möchte ich sogar sagen, eindringt. Beim Heben und Senken des Tubus kann ich mit Sicherheit genau das Bild erhalten, welches ich von den Querschnitten der Kettenfasern, die nur eine Zelle breit sind, kenne. Der Kern liegt neben der runden glänzenden Achsencylindersubstanz, beide umgeben von geringfügigem Plasma. An einigen anderen Ganglien sieht man ähnliche Bilder, die zu charakteristisch für die ersten Anfänge der Achsencylinderbildung sind, als dass man sie übersehen könnte. Ähnliche Bilder gewährt auch der ventrale Pol der Ganglien, an dem sich auch einzelne Zellen zur Faserbildung anschicken. Daneben gelagert sind die Anfänge der motorischen Nerven, deren ausgewanderte Medullarzellen schon einige Schritte weiter in der Differenzirung zu sein scheinen.

Gleichzeitig mit diesen Anfängen der Faserbildung geht ein anderer Process im Ganglion vor sich. Es schieben sich nämlich

Digitized by Google

erst wenige, dann immer mehr chromatinhaltige Rindenzellen zwischen die centralen Zellen, bis das ganze Ganglion davon durchwachsen ist (Taf. 21 Fig. 12). Sobald das geschehen ist, treten auch zwischen den centralen Zellen Fasern auf, welche das Ganglion durchziehen, aber die Ganglienzellen einstweilen unberührt lassen.

Derweil löst sich das Ganglion von der Ganglienleiste los, d. h. die Verbindungsbögen, die, immer dünner werdend, sich zwischen den einzelnen Ganglien ausspannen, reißen ein, und jedes Ganglion zieht die ihm benachbarten Stücke derselben an sich, aus ihnen einen weiteren Zuwachs der Rindenzellen gewinnend. Gleichzeitig wächst auch das Bündel der Wurzelfasern in die Medulla ein.

Es erfolgt nun auch in den Spinalganglien der rapide Zellvermehrungsprocess, den wir schon oben an den Ganglien der Schleimcanäle und des Lateralis kennen gelernt haben. Eine große Zahl der chromatinhaltigen Rinden- oder, wie sich jetzt schon bestimmt sagen lässt, Nervenzellen geht zur Mitosenbildung über, aus der theils durch einfache, theils durch multiple Kerntheilung eine überaus große Zahl neuer Nervenzellen hervorgehen (Taf. 21 Fig. 13*x*), und wie bei jenen Ganglien wird auch bei den Spinalganglien daraus das Material für die Polzellen — oder um mich der bereits bestehenden Terminologie anzuschließen: der COURVOISIER-schen Polarzellen und das der Ganglienzellkapseln.

Der letzterwähnte Process hat eine so weitgreifende Bedeutung für unsere Auffassung von der Natur und Bedeutung der Ganglienzellen, dass ich es für richtig halte, ihn auch bei den eigentlichen Spinalganglien im Detail zu schildern.

Bei *Pristiurus*-Embryonen von 28 mm Länge sieht man in Spinalganglien, z. B. in der Gegend der Beckenflosse die Ganglienzellen ziemlich locker neben einander liegen. Jede Zelle hat ihren kreisrunden oder etwas spindelförmig ausgezogenen, mit Carmin matt rosa tingirten Kern und einen beträchtlichen, etwas röthlichgrau gefärbten, überaus feinkörnigen Plasmaleib, welcher je nach der Lage der Zelle und ihrer Umgebung rund oder abgeplattet oder spindelförmig ausgezogen ist. Zwischen den Ganglienzellen sind kleinere ovale Zellen gelagert, angefüllt mit vielen dunkler gefärbten Körnchen, so dass man sie für »freie Kerne« halten möchte, da die Plasmahülle kaum wahrzunehmen ist. Mitunter liegen diese körnchenreichen Zellen den Ganglienzellen so dicht an, dass sie förmlich darauf geklebt zu sein scheinen; meistens aber haben beide Zellen noch keinen unmittelbaren Contact mit einander. Außerdem sieht man noch zwischen

Digitized by Google

den Ganglienzellen Faserzüge mit langgestreckten Kernen, die auch sehr körnchenreich sind.

Geht man weiter nach vorn, in die Gegend der Brustflosse, so gewahrt man schon bestimmtere Beziehungen zwischen den Ganglienzellen und den körnchenreichen Zellen. Kaum eine Ganglienzelle findet sich, der nicht an irgend einer Stelle ihrer Peripherie ein solcher Kern angelagert wäre. Hier und da sieht man auch Ganglienzellen, deren Plasma zwei solche Zellen anhaften.

Weiter oralwärts finden sich bei den über den Kiemen gelegenen Spinalganglien fast regelmäßig diese Körnchenzellen in Mehrzahl den einzelnen Ganglienzellen angelagert, und schließlich erkennt man an den vordersten Ganglien, die auf den Hypoglossus folgen, mit Deutlichkeit an einzelnen Ganglienzellen die Bildung einer besonderen, körnchenhaltigen Plasmaschicht in der Umgebung der aufgelagerten Zelle oder Zellen. Diese körnchenhaltige Plasmaschicht umgreift einen Theil des röthlichgrauen Plasmas der Ganglienzelle; in ihr, meist aber auf ihr ist der Zellkern der angelagerten Zelle gelegen. Solcher Zellen mit beginnender körniger Rindenschicht sind erst wenige in den vordersten Spinalganglien zu finden, die Mehrzahl zeigt nur die körnigen Zellen angelagert, von denen ein feiner Contour sich auf die Ganglienzelle begiebt, den Plasmatheil der körnigen Zelle andeutend, aus dessen Umwandlung die Rindenschicht der Ganglienzelle hervorzugehen scheint.

Je weiter der Embryo sich nun entwickelt, um so stärker wird die Zahl der angelagerten Zellen, um so dichter die körnige Rindenschicht, welche allmählich die ganze Ganglienzelle umschließt, und um so klarer wird auch die Verbindung der angelagerten Kerne mit Nervenfasern, welche das Ganglion durchziehen.

Fragte man mich nun, ob ich durch die obigen Darstellungen einen bündigen Beweis dafür geliefert zu haben glaube, dass die Rindenschicht der Ganglienzelle aus der Umwandlung des Plasmas der angelagerten Zellen — die ich nun mit dem Namen der Kapselzellen bezeichne, den sie in der That beanspruchen dürfen — hervorgehe, so kann ich für die Zellen der Spinalganglien kaum unbedingt Ja sagen. Dass es sich so verhält, ist mir sehr wahrscheinlich, aber ich kann nicht leugnen, dass es schwer sei, den Process Schritt vor Schritt zur Beobachtung zu bringen. Die Argumente, die am meisten für die Richtigkeit solcher Auffassung sprechen, sind die folgenden.

Keine Rindenschicht entsteht, ehe nicht eine oder zwei Kapselzellen sich dem Plasma der Ganglienzelle angelagert haben.

Digitized by Google

Die erste Spur der Rindenschicht bildet sich an derjenigen Seite der Ganglienzelle, der eine Kapselzelle angelagert ist.

Je mehr Kapselzellen sich anlagern, um so vollständiger umgiebt die Rindenschicht das Plasma der Ganglienzelle.

Sehr häufig liegen die Kerne der Kapselzellen ganz in der Rindenschicht, sobald dieselbe eine hinreichende Dicke erlangt hat.

An demjenigen Pole der Ganglienzelle, an den sich die Nervenfaser anschließt — oder, um mich der alten Ausdrucksweise zu bedienen: von dem der Ausläufer ausgeht — ist die Rindenschicht beträchtlicher und ganz besonders deutlich von dem centralen Plasma der Ganglienzelle geschieden.

Die Rindenschicht enthält immer größere Körnchen, als die centrale Plasmamasse der Ganglienzelle, und diese Körnchen sind chromatinreicher, als die der centralen Masse, was besonders bei Hämatoxylinfärbung in die Augen springt.

Die Grenze zwischen beiden Schichten ist bei Schnitten, welche die Ganglienzellen im Meridian treffen, bei jeder Vergrößerung fast immer deutlich.

Erst wenn die Rindenschicht hergestellt ist, entsteht die Membran der Kapsel, welcher die meisten Kerne der Rindenschicht eingefügt sind. Die Kapselmembran muss also ein Product der Rindenschicht sein. Wäre die Rindenschicht aber eine weitere Differenzirung des Plasmas der Ganglienzelle selbst, so müsste auch die Kapselmembran ein Product der Ganglienzelle sein — woher kämen aber dann die Kerne, die man doch mit größter Sicherheit sich der Ganglienzelle auflagern sieht, ehe eine Rindenschicht da ist? Die Provenienz der Kapselkerne und Kapselmembran aus Mesodermzellen ist ausgeschlossen, so bleibt also kaum etwas Anderes übrig, als die Annahme, dass die Rindenschicht der Ganglienzelle ein angelagertes Product der Kapselzellen selber sei.

Ich unterbreche hier die Schilderung der Ganglienentwicklung, um zunächst auf ein früheres Stadium zurückzugreifen und die Entwicklung des peripherischen sensiblen Nervenstammes darzustellen.

Die Entstehung des peripherischen sensiblen Spinalnerven greift zurück auf ein Stadium, bei dem es eben erst zur Differenzirung der centralen Zellen des Spinalganglions zu eigentlichen Ganglienzellen gekommen ist, in dem also der Gegensatz von blassen centralen Ganglienzellen und körnchenreichen Rinden- oder Nervenzellen fast noch latent oder eben in der Ausbildung begriffen ist (Taf. 21

Digitized by Google

Fig. 8). Um diese Zeit sind die einzelnen Ganglien, die Producte der Ganglienleiste, schmale, ventralwärts weit herabreichende Gebilde, ihre am weitesten nach unten reichenden Ausläufer liegen als einzelne Zellen fast auf der Höhe des Urnierenganges.

Durch die Ausbildung der centralen Ganglienzellen tritt die Scheidung der beiden Abschnitte des ursprünglich einheitlich erscheinenden Ganglions stärker hervor: der dorsale Abschnitt wird zum Spinalganglion, der ventrale zum Anfang des peripherischen Nerven und des sympathischen Ganglions. Während das Ganglion breiter und dicker wird, wächst der ventrale Theil in die Länge.

Zunächst freilich sieht man nur ein an einander Vorbeigleiten von rein plasmatischen Embryonalzellen, von denen jede einzelne sich in die Länge zieht. Allmählich aber erkennt man denn auch die in derselben Weise, wie sie oben pag. 299 geschildert ward, vor sich gehende Ausbildung oder Differenzirung des Achsencylinders in dem Plasma und kann feststellen, dass sie an dem tiefsten Stück des Ganglions, unterhalb der Anlage der centralen Zellen, zuerst beginnt.

Es muss auch hier wieder ausgesprochen werden, dass die centralen Ganglienzellen nichts mit dem Beginn der Achsencylinder- resp. der gesammten Faserbildung des peripherischen Nerven zu thun haben.

Eine zusammenhängende Nervenfaser ist indess in diesen Anfangsstadien wohl nicht vorhanden, vielmehr nur an einander stoßende Nervenzellen mit differenzirten Achsencylindern. Wie aus ihnen sich später individualisirte Fasern herausbilden, vermag ich vor der Hand nicht zu sagen.

Außer diesen, die Achsencylinder bildenden Nervenzellen finden sich noch einige andere Zellen der ursprünglichen Ganglienleiste dem beginnenden Nerven angelagert, und aus dem ventralen Theil des eigentlichen Spinalganglions gleitet eine Anzahl von Zellen abwärts. Aus einigen dieser Zellen, welche die Differenzirung zu Achsencylindern nicht mitmachen, werden die sympathischen Ganglienzellen. Sie sammeln sich zu einem Klümpchen, welches auf der Höhe der Aorta dem sensiblen Stamme auf der Innenseite angelagert bleibt; eine weitere Differenzirung geht innerhalb der sympathischen Ganglien zunächst nicht vor sich. Ich werde später ihre Schicksale näher darlegen.

Der peripherische Nerv wächst, unbekümmert um das sympathische Ganglion, weiter abwärts, dem Myotome des Rumpfes auf seiner

Digitized by Google

Innenseite angelagert (Taf. 22 Fig. 10 $M.N_{1-3}$). Auf dem Querschnitte zeigt er sich nicht stärker als 2—3 Zellen, deren Kerne alternirend auf verschiedenen, mitunter auf demselben Schnitte sich finden; jeder Zelle entspricht ein Achsencylinder, so dass der Nerv in diesem Stadium schwerlich stärker als drei Fasern ist.

Es ist wichtig, hier ein Verhältnis hervorzuheben, das weiterhin sich etwas verwischt: die Selbständigkeit des sensiblen Nerven gegenüber dem motorischen und umgekehrt. Der sensible Spinalnerv liegt von Anfang an hinter dem motorischen desselben Metamers, beide aber in derselben Sagittalebene. Auf Horizontalschnitten (Taf. 22 Fig. 10) liegt der motorische Stamm immer vor dem sensiblen. Erst in der Nähe des sympathischen Ganglions ändert sich dieses Lagerungsverhältnis, denn der motorische Nerv rückt neben den sensiblen, aber an seine Außenseite. In diesen frühen Stadien bleiben aber beide Nerven deutlich von einander getrennt, weder im Ganglion noch auf dem weiteren peripherischen Verlaufe vermischen sich ihre Fasern, auch bildet jeder für sich ein eigenes Bündel. So wachsen sie neben einander ventralwärts, von einander nur durch ihre gegenseitige Lagerung, nicht durch ihre Structur unterschieden.

Ich halte es für nützlich, an dieser Stelle über die Verhältnisse der Ast- und Zweigbildung der Nerven, sowohl der sensiblen, wie der motorischen zu sprechen. Was letztere anlangt, so könnte es sonderbar erscheinen, über ihre Verzweigung und peripherische Verbreitung Angaben zu machen, ehe von Neuem ihr Ursprung in histogenetischer Beziehung näher behandelt worden ist. Ich könnte zwar auf die 14. und 16. Studie verweisen, in denen mehrfach auf die Composition der motorischen Nervenwurzeln eingegangen ist — aber beide Studien verhalten sich nur andeutend in Bezug auf das, was über die Histogenese der motorischen Nerven zu sagen ist. Bei Erörterung der Probleme, die mit der Wurzelbildung und ihrer Verbindung mit und im Centralnervensystem zusammenhängen, wird auch die eigentliche Histogenese der motorischen Wurzeln von Neuem erörtert werden.

Bei der Bildung der peripherischen Zweige der Spinalnerven geht der motorische Stamm dem sensiblen zeitlich voraus, wie er ja überhaupt früher angelegt wird, als dieser.

Kaum ist er so weit ventralwärts gewachsen, dass er dem Myotom anliegt, welches letztere eben die Bildung der Muskelfasern begonnen hat, so erfolgt auch schon die erste Zweigbildung. Eine der Zellen, aus denen der herabwachsende Nerv besteht,

Digitized by Google

sondert sich aus dem Verbande desselben ab, verlängert sich zu einem langen, schmalen Gebilde, in dessen Mitte sich der spindelförmige Kern befindet und differenzirt aus dem Plasma einen Achsencylinder, dessen eines Ende im Nerven bleibt, während das andere Ende zwischen die Muskelfasern eindringt und so den ersten Zusammenhang zwischen dem motorischen Nerven und seinem Endorgan, dem Muskel, bildet (Taf. 22 Fig. 10, 11 a, a_1).

Die Lagerung der beiden Nerven zum Myotom ist bemerkenswerth. Sie liegen immer in der Mitte des Myotoms oder in der Nähe des Sklerotoms, das auf das Myotom folgt, welches von dem ins Auge gefassten motorischen Nerven innervirt wird. So gehen denn auch die sensiblen Fasern in ihrer späteren Verästelung alle durch dieses Sklerotom hindurch, ja später, und besonders wenn es sich um die Bildung der Äste des Plexus brachialis handelt, und sogar auch die Nervenstämme an die Außenseite der Myotome treten, geht der Weg durch diese Sklerotomräume.

Auch die embryonalen, einzelligen Nervenfasern machen alle den Weg vom motorischen Stamme gegen das Sklerotom; dort fangen die Muskelzellen an, dort dringen auch die Achsencylinder zwischen sie ein. Aber es giebt nicht bloß am hinteren Sklerotom solche Eintrittsstellen für einzellige Nervenfasern: auch an dem den Myotomfasern voransgehenden Sklerotom bahnen sich einzellige Nervenfasern den Weg zu demselben Myotom, so dass also von beiden Insertionspunkten der embryonalen Muskelfasern Nervenäste von dem zugehörigen motorischen Stamme sich an sie begeben.

Man kann freilich in diesem Embryonalstadium kaum von Muskelfasern und Nervenfasern sprechen: aber um so interessanter ist es, dass man schon so früh den Zusammentritt beider Gebilde beobachten kann. Derlei einzellige Nervenfasern finden sich nun, wenn man die Horizontalschnitte ventralwärts weiter verfolgt, noch mehrere, und je weiter der Embryo sich entwickelt, um so zahlreicher werden sie.

So frühe Zweigbildung der sensiblen Nerven habe ich nicht beobachtet — und das ist auch begreiflich. Die Verzweigung des sensiblen Endnetzes liegt von dem Stamme des Nerven entfernter, als die motorische, und der sensible Nerv muss erst aus der Muskelschicht in der oben angegebenen Weise hervortreten, ehe er Endverzweigungen bilden kann, die sich an die späteren aus dem Septum hervorgehenden Sehnen und an das Ektoderm begeben. In späteren

Digitized by Google

Stadien kann man aber mit Leichtigkeit constatiren, dass alle sensiblen Zweige und Endverzweigungen immer von dem Septum ausgehen, welches zwischen je zwei Myotomen gelegen ist, also jenen früheren Sklerotomen entspricht, durch welche die sensiblen und eventuell auch die motorischen Stämme und Äste an die Außenseite der Myotome gelangen.

Was nun die Verästelung in etwas späteren Stadien anlangt, so möchte ich folgendes Thatsächliche mittheilen. An den meisten Theilungsstellen einer bereits weit vom Stamm abliegenden, also schon mehrfach getheilten Nervenfaser findet sich ein Kern, von dem aus die weitere Theilung vor sich geht. Dieser Kern hat gewöhnlich eine dreieckige Gestalt, mit abgerundeten Ecken. Sind mehrere Fasern vorhanden, so liegen meist mehrere Kerne zusammen, und es theilt sich dann die Faser häufig auf einmal in mehrere Zweige. Sehr oft erscheinen Bilder von Schlingen, aber ich bin nicht sicher, ob es sich dabei um wirkliche Schlingenbildung mit Wiedereinmündung der leitenden Theile in die ursprüngliche Faser handelt, oder ob nur eine Anlagerung der rückläufigen Schlinge stattfindet. Die Kerne, welche den langen schmalen Fasern des Endnetzes auf ihrem Laufe anliegen, sind alle länglich und schmal, deutliche Schwann'sche Kerne und von genau derselben Beschaffenheit, wie die Schwann'schen Kerne in den eigentlichen Nervenstämmen. Dass unter jenen dreieckigen Kernen, welche ich eben bei der Theilung der Faser erwähnte, gelegentlich auch eine Mesodermzelle sich befindet, ist ja nicht unmöglich, aber ich darf im Übrigen zuversichtlich behaupten, dass dies ganze peripherische Nervennetz ohne irgend welche namhafte Betheiligung des Mesoderms zu Stande kommt: die Fasern sind klar und scharf begrenzt; auf ihrem Laufe begegnet man nur hier und da Berührungen mit ganz schmalen Ausläufern von Mesodermzellen, die am besten erkennen lassen, wie unwahrscheinlich die bisherige Annahme ist, dass die Nerven von sich auflagernden Zellen eingescheidet würden. Die dreieckigen Kerne, welche meist an den Stellen liegen, wo eine Theilung stattfindet, lassen aber eine andere Frage entstehen: ob nämlich eine Nervenzelle mehr als einen bipolaren Achsencylinder produciren kann, ob etwa ein Achsencylinder in derselben Zelle sich theilen und an dem einen Pol bifid werden kann? Ich will nicht leugnen, dass mich die Verästelung sensibler Endnetze oft zu der Vorstellung geführt hat, dass ein solcher Vorgang angenommen werden müsse. Aber ich bin nie über den Zweifel hinausgekommen, ob die entsprechenden Bilder sich nicht auch so erklären

Digitized by Google

ließen, dass der eine Schenkel des bifiden Nerven als normaler Fortsatz des wenn auch noch so dünnen Stammes, der andere aber als angelagerter Achsencylinder einer anderen Zelle anzusehen sei, mit anderen Worten, dass keine Theilung, sondern eine Verschmelzung zweier Achsencylinder an der Stelle des dreieckigen Kernes stattfinde.

Auf diese Frage weiter einzugehen wird sich später wohl einmal Gelegenheit finden bei Besprechung der Anschauungen, die Hensen, Kölliker und Rouget bei Beobachtungen über die terminalen Nervennetze des Amphibienschwanzes entwickelt haben.

Außer dem ventralen Hauptstamme des sensiblen Nerven geht noch ein dorsaler aus jedem Spinalganglion hervor. Dieser dorsale Ast entsteht aber viel später als der ventrale, dessen histogenetischem Verhalten er sich freilich durchaus anschließt. Und wie der ventrale hat auch der dorsale einen motorischen Nerven als Begleiter, und auch hier geht die Bildung und die Ausbreitung des motorischen Nerven derjenigen des sensiblen beträchtlich vorauf. Der motorische dorsale Nervenzweig geht von dem zugehörigen Stamm kurz nach seinem Austritt aus dem Medullarrohr ab, legt sich der Innenseite des Ganglions dicht an, aber ohne mit ihm zu verschmelzen oder einen Faseraustausch zu bewirken, und verästelt sich dann in der dorsalen Muskulatur. Sobald er am Ganglion vorbei gewachsen ist, geht auch aus dessen oberer, äußerer und vorderer Partie der sensible dorsale Ast ab, zunächst ähnlich gerichtet, wie der motorische, dann aber selbständig seine Endverzweigung vornehmend.

Wie die Endverzweigung, speciell die Bildung der eigentlichen Nervenendigungen geschieht, ist gewiss eine Frage von höchster Bedeutung, deren Lösung indess neue und eingehendste Untersuchungen erfordert und außerhalb des Rahmens der vorliegenden Studie liegt.

Eben so ist die Wurzelbildung der sensiblen sowohl wie der motorischen Nerven eine Frage, welche sich kaum ohne eingehende Besprechung der histogenetischen Vorgänge des Centralnervensystems behandeln lässt, und desshalb in die nächste Studie gehört. Aber ich möchte doch schon hier einige Beobachtungen anführen, die sich auf das Problem der Wurzelbildung beziehen, welches bei der hier festgehaltenen Auffassung der Nervenfaserbildung natürlich anders erscheint und erscheinen muss, als bei Zugrundelegung der Annahme der Ausläufertheorie, die bisher fast ausnahmslos galt.

Es ist bekanntlich das große Verdienst von His, das Hinein-

Digitized by Google

wachsen der sensiblen Wurzelfasern in die Medulla festgestellt zu haben. Nachdem er, auf theoretische Erwägungen gestützt, dies Hineinwachsen wahrscheinlich gemacht hatte, beobachtete er an einem menschlichen Embryo das bipolare Auswachsen einzelner Ganglienzellen eines Spinalganglions und schloss hieraus, dass alle Ganglienzellen von Hause aus bipolar seien und oppositopole Ausläufer besäßen, die allmählich, durch seitliches Ausweichen der Ganglienzelle und Verschmelzen der Basaltheile beider Ausläufer zu jener unipolaren Gestalt übergehen, welche bei den höheren Thieren so weit verbreitet ist.

Bilder, wie His sie a. a. O. abbildet, habe ich auch, besonders an den Kopfganglien der Selachier, mehrfach beobachtet, bin aber doch nicht zu demselben Schluss wie His gelangt. Ich habe frühzeitige bipolare Faserbildung an einer großen Zahl von Zellen auch der Ganglien des Ophthalmicus superficialis und Buccalis gesehen, aber ich muss doch Anstand nehmen, zu behaupten, dass diese Zellen bereits Ganglienzellen im wahren und bisher herkömmlichen Sinne des Wortes gewesen wären. Ich halte vielmehr diese Zellen zunächst für Nervenzellen, d. h. also für Schwann'sche Zellen, bestimmt, in sich Achsencylinderabschnitte zu bilden und erst nachträglich, durch seriales Verbinden mit anderen Nervenzellen und deren Achsencylinderabschnitten, ganze Nervenfasern herzustellen. His erwähnt ausdrücklich, dass zur Zeit jenes von ihm beobachteten Auswachsens der in dem Spinalganglion befindlichen Zellen noch keine Mesodermzellen sich den Elementen des Ganglions beigemischt fänden, und da er keinen Unterschied zwischen Nerven- und Ganglienzellen macht, so blieb natürlich nichts übrig, als diese zu langen Fasern sich ausziehenden Zellen für die späteren Ganglienzellen zu halten.

Da ich keine Untersuchungen an menschlichen Embryonen angestellt habe, so vermag ich mir über den Thatbestand kein eigenes bestimmtes Urtheil zu bilden — aber wenn die Verhältnisse bei Selachiern in Rechnung gezogen werden dürfen, so möchte ich die Vermuthung aussprechen, dass die von His abgebildeten Zellen embryonale Nervenzellen und noch nicht zu Ganglienzellen differenzirt waren. Dass solche embryonale Nervenzellen, die bereits deutliche und lange Ausläufer gebildet haben, nachträglich noch zu Ganglienzellen sich umbilden können, ist a priori schwerlich zu verneinen — ja die mitten in den Lauf einzelner Nervenfasern eingeschalteten Ganglienzellen, die man an vielen Stellen findet, machen eine solche An-

Digitized by Google

nahme fast zur Gewissheit. Aber der Bereich einer solchen Ganglienzelle, d. h. also die Länge ihrer ursprünglichen Ausläufer bleibt doch sicherlich auf den Bezirk ihrer nächsten Umgebung begrenzt und erstreckt sich nur bis zu den SCHWANN'schen Kernen, welche ihr central- wie peripheriewärts zunächst angelagert sind. Diese Frage berührt das histogenetische und phylogenetische Problem, wie man sich überhaupt Ganglienzellen aus Nervenzellen hervorgegangen vorstellen soll, berührt ferner die fundamentale Frage nach der functionellen Bedeutung der Ganglienzellen, ob sie eine specifisch nervöse oder nur eine trophische Function für die Nervenfaser besitzen.

Es war anfänglich meine Absicht, schon in der vorliegenden Studie diese Frage nicht nur für die peripherischen sondern auch für die centralen Ganglienzellen zu erörtern und mich durchaus für eine specifisch nervöse und gegen jegliche Art von ausschließlich trophischer Function der Ganglienzellen zu erklären. Ich hatte zu dem Behufe bereits einen Excurs auf die Verhältnisse des Centralnervensystems gemacht und speciell die Bildung und Beziehungen der sog. riesigen Ganglienzellen der Selachier und von *Lophius piscatorius* untersucht. Aber die Fortsetzung dieser Studien hat mir so unerwartete Zustände der Ontogenese des Medullarrohres, wenigstens bei Selachiern und Teleostiern offenbart, dass ich es vorziehe, die Erscheinungen der Ontogenese des Centralnervensystems im Zusammenhange in einer oder mehreren separaten Studien zu erörtern und bis dahin auch die Discussion über die Fragen nach der functionellen und phylogenetischen Entstehung und Bedeutung der Ganglienzellen zu verschieben.

Aber auch für die Fragen der Wurzelbildung der peripherischen Nerven ist es fast unentbehrlich, die Ontogenie und Histogenie des Centralnervensystems als in den Grundlagen bekannt vorauszusetzen. Wenn ich nun aber über den fundamentalsten aller Punkte, welche das Nervensystem betreffen, in dieser Studie eine Anschauung zur Geltung zu bringen mich bemüht habe, welche der fast ausnahmslos geltenden Hypothese von der Natur der Nervenfaser auf das schroffste widerspricht, so folgt daraus schon von selber, dass auch meine Auffassung der Histogenie des Centralnervensystems von der herkömmlichen stark abweichen muss. In der That ist das auch der Fall, wie es später dargelegt werden soll.

Die Wurzelbildung der sensiblen Nerven wird nun aber von den meisten Forschern unmittelbar mit der Bildung der Hinterstränge, der BURDACH'schen sowohl wie der GOLL'schen Stränge, in gene-

Digitized by Google

tischen Zusammenhang gebracht, und zwar so, dass die letztere nur das Endproduct der ersteren sei. Ich habe Gründe, dies Verhältnis, wenigstens in der exclusiven Fassung, in der es angenommen wird, nicht gelten zu lassen, und habe u. A. bereits auf Taf. 22 Fig. 12 *Schw.K.* eingewachsene Wurzelfasern abgebildet, welche unzweifelhafte SCHWANN'sche Kerne aus der Ganglienanlage in den Bereich des Medullarrohres hinübergeführt haben. Ich glaube ferner den Beweis liefern zu können, dass unabhängig von den einwachsenden Wurzelfasern, autochthon im Bereich der Hinterstränge Längsfasern sich bilden, deren Ursprung auf Zellen des Medullarrohres zurückzuführen ist. Diese Verhältnisse bedürfen also zu ihrer Klarstellung einer vorgängigen Erörterung der onto- und histogenetischen Differenzirung des Medullarrohres selber und müssen bis dahin aufgeschoben werden.

Fast noch mehr aber erfordert die Darstellung der motorischen Wurzelfaserbildung eine solche vorgängige Behandlung des Centralnervensystems. Der schroffe Gegensatz, in welchem meine Darlegungen über Ursprung und Zusammensetzung der Nervenfaser mit den geltenden Doctrinen stehen, tritt nirgends stärker hervor, als bei der Ermittelung der Natur der motorischen Wurzeln.

Es mag desshalb gestattet sein, diese Gegensätze am Schlusse dieser Studie und im Anschluss an die Forschungen VIGNAL's über die Histogenese der peripherischen Nervenfasern noch einmal zusammenfassend zu erörtern.

VIGNAL hat in seiner Schrift »Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal. Paris 1889« seine Forschungen und Anschauungen über die Bildung auch der peripherischen Nerven sehr detaillirt ausgesprochen; es ist vielleicht nicht zu viel gesagt, wenn ich diese Darstellung als die eingehendste bezeichne, die wir überhaupt besitzen. Leider bin ich erst kürzlich in den Besitz von VIGNAL's Schrift gelangt, habe somit nicht bei Zeiten auf sie Rücksicht nehmen können, was ich um so mehr bedauere, als VIGNAL durch die Verbindung der Schnittmethode mit der Dissociationstechnik unzweifelhafte Vorzüge meinen eigenen Untersuchungen gegenüber geltend machen kann.

Dennoch glaube ich, dass meine Forschungen über die Entstehung der Nervenfasern des Schleimcanalnervensystems für die Entscheidung der fundamentalen Frage: was sind die SCHWANN-schen Kerne? von größerem Gewichte sein werden, als die auf Dissociationen gegründeten Angaben des französischen Forschers,

Digitized by Google

welche ich in ausführlicher Analyse und z. Th. wörtlicher Wiedergabe hier wiederholen will.

Vignal beschreibt und bildet ab ein Stück des Ischiadicus eines Rindsembryos von 25 mm Länge. Der Nerv dieses Embryos »est formé par plusieurs faisceaux dont la périphérie est enveloppée de cellules semblables aux cellules connectives qu'on rencontre chez un embryon de cet âge, c'est-à-dire qu'elles ont un noyau volumineux, sphérique, entouré d'un protoplasma peu granuleux, s'étendant souvent au loin sous la forme de prolongements plus ou moins volumineux et définis« (l. c. pag. 8). Vignal vergleicht die Fibrillen dieser Nerven mit denen, »qui se trouvent dans la substance corticale des cellules nerveuses des cornes de la moelle épinière. La seule différence qui existe entre ces deux sortes de fibrilles est le volume moins considérable des fibrilles des nerfs de l'embryon; quant à la matière qui les enveloppe, elle ressemble exactement à celle qui se trouve entre les fibres des cordons de la moelle.«

Die beiden Vergleiche, die Vignal mit diesen Worten ausführt, sind nicht ohne Bedeutung. Die Fibrillen der Rindensubstanz der Ganglienzellen der Vorderhörner sind nach Auffassung der meisten Forscher und auch Vignal's entweder die Anfänge der Fibrillen, die den Nerven selbst bilden oder wenigstens mit ihnen in genetischem Zusammenhange, in so fern sie derselben Ganglienzelle angehören, aus welcher als Ausläufer der motorische Nerv hervorgeht. Der zweite Vergleich zwischen der die Fibrillen des Nerven umhüllenden Substanz mit derjenigen, welche die Längsfasern der weißen Substanz umgiebt, soll eine wichtige Abweichung Vignal's von der bisherigen Annahme des Ursprungs der Myelinscheide anbahnen, auf die wir weiter unten mit seinen Worten zurückkommen werden.

Das nächste Stadium, welches Vignal untersucht hat und abbildet, gehört einem Rindsembryo von 7—8 cm Länge an. »Les faisceaux nerveux ont pris un volume plus considérable; leur périphérie est recouverte par un grand nombre de cellules connectives, qui leur forment une sorte de gaine qu'il est cependant facile de détacher avec les aiguilles; les faisceaux eux-mêmes, formés par la même substance que nous avons vue précédement, renferment, outre les fibrilles dont l'aspect est le même que dans les nerfs de l'embryon de 25 mm., de fines granulations rangées à la suite les unes des autres, parallèlement aux fibrilles. Ces granulations me paraissent destinées à la formation de nouvelles fibres, car plus tard (dans un embryon de 15 centimètres de long) on n'en trouve presque plus

Digitized by Google

trace, et le nombre de fibrilles contenues dans le faisceau a considérablement augmenté« (l. c. pag. 9).

Aber in diesem Stadium findet VIGNAL außer den eben erwähnten »cellules connectives à leur périphérie« auch ein beträchtliches Quantum derselben im Inneren der Nerven zwischen den Fibrillen. Sie sind daselbst unregelmäßig gelagert; an einigen Stellen sehr zahlreich, an anderen sehr selten, oft fehlen sie auf beträchtlichen Strecken. Sie zeigen auch meist starke Tendenz zur Bildung von Mitosen. »S'il est impossible« fährt VIGNAL l. c. pag. 10 fort, »de donner une preuve directe de la provenance de ces cellules, c'est-à-dire de voir une cellule périphérique pénetrer dans un des faisceaux, cependant l'hypothèse que les cellules qui se trouvent dans le faisceau nerveux proviennent de celles qui recouvrent la périphérie me semble être la vraie, car les cellules externes et internes du faisceau ont exactement les mêmes caractères, de plus les cellules sont surtout abondantes dans les points proches de la périphérie, rares et même souvent complètement absentes au centre des faisceaux, enfin si, à l'aide de méthodes appropriées on cherche les signes de la prolifération cellulaire, on rencontre un grand nombre de figures karyokinétiques, ces figures sont surtout abondantes dans les cellules situées à la périphérie du faisceau, là ou elles sont si proches les unes des autres, qu'elles lui forment une véritable gaine cellulaire.«

Auf der folgenden Seite bildet nun VIGNAL dissociirte Fasern eines Bündels des Ischiadicus ab, der einem Embryo von 18 cm angehört, und beschreibt dies Präparat folgendermaßen: »ces faisceaux ou plutôt ces fibres sont formés par la réunion d'un nombre considérable de fibrilles et de la substance qui les englobe. Ces fibres sont recouvertes par de grandes cellules plates très minces ayant un noyau ovalaire renfermant un ou plus généralement deux nucléoles. Autour du noyau, mais surtout aux deux pôles du noyau, la cellule présente une plus grande épaisseur que dans les autres points; la substance — le protoplasma — qui la forme est presque homogène. Le diamètre longitudinal de ces cellules l'emporte beaucoup sur leur diamètre transversal, et elles se distinguent sourtout par ce caractère des cellules connectives ordinaires, qui existent en nombre relativement petit entre les fibres formant le faisceau nerveux.

»Ces longues cellules plates viennent évidemment d'une transformation, qu'il est possible de voir s'effectuer sur les embryons plus jeunes, des cellules connectives intra-fasciculaires; elles sont appli-

Digitized by Google

quées à la surface des petits faisceaux de fibrilles nerveuses, elles se modèlent sur eux, les enveloppent, et contractent avec eux une adhérence très intime; puis lorsqu'elles ont complètement entouré les faisceaux de fibrilles, les bords de la substance qui les forme — leur protoplasma — se soudent à eux-mêmes. Ce phénomène indique que la substance qui compose ces cellules est excessivement malléable, demi-molle et a une grande plasticité.

»Dans un mémoire que j'ai précédemment publié sur le développement des nerfs, je disais que si on dissocie des fibres nerveuses d'un embryon de cet âge, après que le nerf a séjourné pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers ou dans le sérum jodé faible, il était impossible d'obtenir intactes et complètement isolées quelques-unes de ces cellules et qu'on ne trouvait dans la préparation que des noyaux entourés d'une masse irrégulière et déchiquetée de protoplasma; ce fait vient, il me semble, à l'appui de l'opinion que j'ai émise sur la mollesse du protoplasma de ces cellules; il prouve qu'elles ne sont pas capables de résister à la traction que la dissociation du faisceau nerveux leur fait subir.

»J'ajoutais de plus que si on dissocie un nerf d'un embryon de cet âge dans une solution de nitrate d'argent à 1 p. 300 ou 500, on ne voyait jamais, sur les fibres nerveuses, des lignes noires indiquant un ciment intercellulaire interposé entre les deux bords de la cellule, comme on le voit si aisément avec les cellules endothéliales.«

Vignal erwähnt dann, dass er auch an einem fünf Monat alten menschlichen Embryo dieselben negativen Resultate bei der Dissociation erhalten habe, dass somit Rinds- und menschlicher Embryo darin sich völlig gleichen, und fährt dann fort (l. c. pag. 13):

»La distribution des cellules à la surface des fibres nerveuses ou faisceaux de fibrilles est essentiellement irrégulière, ce qui paraît être dû a ce qu'elles continuent à proliférer; en effet, on voit souvent un noyau présentant un étranglement en son milieu, deux noyaux si proches l'un de l'autre qu'ils se touchent, enfin des noyaux présentant entre eux des intervalles plus ou moins considérables, de plus si on recherche à l'aide de méthodes appropriées les signes de la division indirecte, on aperçoit un grand nombre de figures karyokinétiques.«

Dies ist die Darstellung Vignal's über die Entstehung der Schwann'schen Kerne und ihre Beziehung zu den Nervenfasern, und damit auch der letzte Zweifel über seine Stellung zur Frage nach der Natur der Schwann'schen Kerne schwindet, fügt er hinzu (l. c. pag. 13):

Digitized by Google

»Un examen un peu superficiel peut faire supposer que les fibres nerveuses possèdent des noyaux qui seraient directement appliqués à leur surface; mais cette supposition ne peut résister à un examen un peu approfondi. En effet, même lorsqu'on examine une dissociation très incomplète, on voit des cellules en partie ou complètement isolées des fibres nerveuses. Ces dernières se présentent sous la forme de tuile allongée plus ou moins ouverte, ayant à leur centre un noyau ovalaire. Les cellules incomplètement isolées (à moitié, aux trois quarts), plus fréquentes que les premières dans la préparation, par leur forme, leur aspect, montrent que les cellules isolées sont bien semblables à celles qui recouvrent les faisceaux nerveux.«

Vignal's Auffassung ist also dieselbe, wie die bisher von fast allen Autoren gehegte. Ihr zufolge wächst die Nervenfaser als nackter Achsencylinder aus einer zugehörigen Ganglienzelle hervor, nimmt an Länge immerfort zu und bedeckt sich mit Bindegewebszellen, die sich allmählich in bestimmte Intervalle zur Herstellung der Ranvier'schen »Segments interannulaires« anordnen, wobei sie den Achsencylinder völlig umgeben. Nur die Schnürringe sind die Stellen, wo die Grenzen je zweier »Unités histologiques« sich vorfinden. Die Schwann'schen Kerne sind hiernach Mesodermelemente, wo immer sie sich finden, denn weder Vignal noch ein anderer Forscher wird annehmen wollen, dass es Nerven geben könnte, deren Schwann'sche Kerne ausnahmsweise auch vom Ectoderm geliefert würden. Vignal hat die Schnittmethode und die Dissociationsmethode zum Beweise der Richtigkeit seiner Angaben verwandt, die von den allgemein herrschenden nur darin abweichen, dass er das Myelin nicht aus der Bindegewebszelle, wie fast alle seine Vorgänger, sondern aus dem Protoplasma, welches die Fibrillen von Anfang an umhüllt, hervorgehen lässt. Ich werde weiter unten auf diesen nicht unwichtigen Unterschied zurückkommen.

Vignal's und wohl der meisten anderen Forscher Untersuchungen über die Entstehung der Schwann'schen Kerne in ihren Beziehungen zur Nervenfaser sind entweder an sensiblen oder motorischen Spinalnerven gemacht worden, an ihnen aber bekommt man nicht die Entstehung einer isolirten Nervenfaser, sondern eines ganzen Bündels von Fasern zugleich vor Augen. Es ist desshalb schwer, wenn nicht unmöglich, an den Spinalnerven mit Sicherheit die Herkunft der Schwann'schen Kerne festzustellen, zumal an den höheren Thieren; und wenn ich dennoch schon in der 16. Studie mich für die ecto-

Digitized by Google

dermatische Natur der SCHWANN'schen Kerne der motorischen Nerven erklärte, so bewog mich dazu wesentlich die dort beschriebene Beobachtung vom Vorkommen echter Ganglienzellen an Stellen der motorischen Nerven, welche nicht mit sensiblen Nerven oder Ganglien in Contact gerathen sein konnten, wie am Oculomotorius und am Abducens, ferner aber die Beobachtung vom Heraustreten von Medullarzellen aus der Medulla behufs erster Anlage der motorischen Nerven. Dass diese Zellen zu SCHWANN'schen Kernen würden, ließ sich freilich nur wahrscheinlich machen, und bei den entgegenstehenden peremptorischen Angaben aller übrigen Forscher, unter ihnen der anerkanntesten Autoritäten, blieb doch immer noch dem Zweifel Raum genug, zumal die Nachuntersuchung gerade der Verhältnisse des Oculomotorius und Abducens der Selachier so großes Material voraussetzt, wie es sich Forscher im Binnenlande doch nur langsam verschaffen können.

Die Entwicklungsgeschichte der Schleimcanalnerven hat nun aber die Gelegenheit geboten, auf das Bündigste die Frage zu erledigen, ob die SCHWANN'schen Kerne Bindegewebs- oder Nervenkerne sind.

Auf weite Strecken sieht man an ihnen eine große Zahl völlig isolirter Nervenfasern sich bilden und in ihrer Entwicklung vorschreiten, und es bedarf keines Eingriffes mittels Reagentien oder mechanischer Dissociationen, wie Schütteln oder Zerren, um eine klare Vorstellung dieses fundamentalen Entwicklungsprocesses zu gewinnen.

Wir konnten feststellen, dass eine Verbindung zwischen dem von der Ganglienleiste abstammenden Ganglion und dem Ectoderm als Endorgan des Nerven sich frühzeitig bildet, dass zahlreiche Mengen von Ectodermzellen theils in den Verband des Ganglions selbst übergehen, theils das Material für den zwischen Ganglion und Endorganen sich aufbauenden und ausziehenden Nerven hergeben. Wir konnten Schritt für Schritt in den von den Papillen abstammenden, an ihnen haftenden Platten (Taf. 18 Fig. 1—10) den Übergang kugliger, voluminöser Kerne und Zellen, in denen noch keine Spur eines Achsencylinders sich vorfand, zu ovalen Kernen und spindelförmigen Zellen beobachten und feststellen, wie letztere länger und immer länger wurden und in ihrem Inneren auf der ganzen Länge einen hellen Cylinder differenzirten, der an dem Kern vorbeizieht und aus sich die Fibrillen des Achsencylinders hervorgehen lässt. Diese Kerne, deren ectodermatische Abkunft also zweifellos ist, und die

Digitized by Google

so charakteristisch sind durch ihre lange ovale Gestalt, inmitten der Mesodermzellen, welche sie eben so umgeben, wie jedes andere Organ oder zelliges Gebilde des Selachierembryos, gleichen nun durchaus den Kernen, welche man in den vom Ganglion ausgehenden Stämmen und Ästen 1. und 2. Ordnung der Schleimcanalnerven findet, also an Localitäten, wo ihnen kein Mensch den Charakter der SCHWANN-schen Kerne absprechen würde; und diese Ähnlichkeit oder Gleichheit tritt hervor, mag man die Schleimcanalnerven vom Ganglion aus bis an die Papillen oder Ampullen, oder umgekehrt von diesen zu dem Ganglion verfolgen, und nirgends wird man andere Kerne den Nervenfasern angelagert finden als immer diese ovale Art. Und wie VIGNAL am Ischiadicus des Rindsembryos diese Kerne erst als im Besitze eines »noyau volumineux, sphérique, entouré d'un protoplasma peu granuleux« beschreibt, so sind diese Kerne anfänglich eben so im Ganglion, wenn sie aus dem Ectoderm in dasselbe übergehen, wie auch später in der den Papillen anhängenden Platte, dem zweiten Mutterboden der fortschreitenden Nervenbildung, rundlich, von beträchtlichem Umfang, und ziehen sich erst allmählich, je weiter sie durch fortgesetztes Wachsthum sich von ihrem Mutterboden entfernen, zu langen Elementen aus, auf welche durchaus VIGNAL's Beschreibung passen würde, die er von dem Ischiadicus des 18 cm langen Rindsembryos (oben pag. 313) giebt. Vergleicht man aber diese länglichen Kerne und die sehr viel längeren spindelförmigen Zellleiber der Schleimcanalnerven mit denen irgend eines sensiblen oder motorischen Spinalnerven der Selachierembryonen, so wird man keinen Unterschied finden, sondern bei all diesen Nerven auf dieselbe Structur dieser Kerne stoßen, die eben die SCHWANN'schen Kerne sind.

Kann also nicht mehr bezweifelt werden, dass die SCHWANN-schen Kerne der Schleimcanalnerven unmittelbar aus Zellen der ectodermatischen Schleimcanalanlagen resp. in späteren Stadien aus den bereits differenzirten Schleimcanalpapillen hervorgehen, so scheint dadurch die Natur und Bedeutung aller SCHWANN'schen Kerne entschieden zu sein, und auch VIGNAL's Bemühungen, die Kerne des Ischiadicus der Säugethierembryonen als angelagerten Mesodermzellen angehörig zu erweisen, müssen als misslungen betrachtet werden. Wäre es anders, hätte VIGNAL Recht, so müsste umgekehrt der Beweis geführt werden können, dass auch die Kerne jener Faserketten der Schleimcanalnerven dem Mesoderm entstammten. Wir brauchen aber nur den ernstlichen Versuch zu machen, eine solche Annahme in ihren Folgerungen anzudeuten, um das Ungereimte, ja das

Digitized by Google

Unmögliche sofort zu übersehen. Die Schleimcanalnerven müssten dann angesehen werden als Fasern, welche von Ganglienzellen der zugehörigen Kopfganglien an die Peripherie, d. h. also an die Papillen, heranwüchsen. Wäre das der Fall, so müsste man die Bündel dieser Fasern in ähnlicher Verfassung finden, wie die der Spinalnerven, d. h. sie müssten als vermeintlich kernlose Fasern inmitten des umgebenden Mesoderms zu erkennen sein, und jede Faser müsste kernlos bis an die zugehörige Papille zu verfolgen sein. Davon ist aber nichts zu sehen. Dann müssten weiter Mesodermzellen sich unregelmäßig auf die Faserbündel und sogar auf die vereinzelten Fasern niederlassen und allmählich jene langgestreckte Gestalt annehmen, welche diese Kerne nachher so leicht von den umliegenden Mesodermzellen unterscheidbar macht. Auch das ist nicht zu finden. Immer aber müsste man das Fibrillenbündel als das Präformirte von dem Belag dieser Zellen deutlich unterscheiden können, und das gelingt nicht.

Solchen Postulaten entspräche vielleicht aber der Befund, welcher die Entstehung der motorischen Spinalnerven bei den Selachiern begleitet — man vergleiche meine Darstellung in der 14. und 16. Studie — und desshalb ist auch dieser Befund von His sowie anfänglich auch von mir in der herkömmlichen Weise gedeutet worden. Es ist eben schwer, wenn nicht unmöglich, die zahlreichen Zellen an den Wurzeln der motorischen Spinalnerven der Selachier mit Sicherheit als Mesoderm- oder Medullarzellen zu deuten. Dass aus den Kernen dieser Zellen jene länglichen Kerne hervorgehen, welche als Schwann'sche Kerne zweifellos angesehen werden müssen, stand immer fest, aber Herkunft und Abstammung der Zellen selbst blieb zweifelhaft. Und darum ist auch der motorische Spinalnerv, selbst bei Selachiern, kein Object, um ganz unzweideutige Auskunft über die Natur der Schwann'schen Kerne zu erlangen, obwohl diese Bilder große Vorzüge vor denen der höheren Thiere haben.

Eben so wenig gewähren die sensiblen Spinalnerven die Gelegenheit einen bündigen Beweis zu führen. Es ließ sich nie mit absoluter Sicherheit ein allmähliches Einwandern von Mesodermzellen in die Ganglienanlage ausschließen, freilich noch weniger ließ sich diese angenommene Einwanderung beweisen.

Nur bei den Schleimcanalnerven lässt sich unzweideutige Gewissheit finden. Wollte man dennoch ihre langgestreckten Schwann-schen Kerne als Mesodermkerne deuten, so müsste man die obige Annahme machen, dass die Nervenfaser in latenter Form bereits gegeben wäre, oder aber, dass sie nachträglich durch jene langen, spindel-

Digitized by Google

förmigen Zellen hindurchwüchse! Zu solchen Annahmen aber wird Niemand greifen wollen, und selbst wenn man es thäte, so bliebe die Platte von Ectodermzellen unerklärt, die vom Boden der Papillen ausgehend, den Mutterboden jener langgestreckten Zellen abgiebt. Auch sie müsste dann als Mesodermgebilde gedeutet werden, welches, statt aus der Papille heraus, vielmehr in sie hineinwüchse! Zu so abenteuerlichen Deutungen müsste man seine Zuflucht nehmen, um die mesodermatische Natur der SCHWANN'schen Kerne an den Schleimcanalnerven zu erweisen.

Worauf aber beruht denn schließlich die herkömmliche Vorstellung, dass die SCHWANN'schen Kerne mesodermatisch seien?

Außer auf einer Jahre und Jahrzehnte alten, von der Autorität der bedeutendsten Anatomen und Histologen getragenen Tradition, wie mir scheint, auf folgendem Umstande.

Die motorischen Nerven der höheren Wirbelthiere treten zuerst als lange Ausläufer von Medullarzellen auf, deren Kerne anfänglich im Medullarrohre verbleiben. Wie lang diese peripherischen Ausläufer sich gestalten und dabei durch Mesodermzellmassen hindurchwachsen können, mag bei verschiedenen Thieren verschieden sein — aber die anfängliche Kernlosigkeit dieser hellen, silberglänzenden Ausläufer ist eine Thatsache, und diese Thatsache hat die Annahme hervorgerufen, die ganze motorische Nervenfaser sei nichts, als der Ausläufer einer im Medullarrohre verbleibenden Ganglienzelle.

Wie es kam, dass man sich so rasch und so allgemein für diese Annahme aussprach, gehört zu jenen, theils auf subjectiven, theils auf objectiven Motiven beruhenden, wissenschaftlichen Mythen- oder Dogmenbildungen, die, man sei noch so »exact«, doch schwerlich je aus einer so complicirten Wissenschaft, wie es die Biologie ist, verschwinden werden. Mir scheint, man war auf eine andere Beobachtung a priori gefasst gewesen. Man erwartete die Anlage der peripherischen Nerven, nachdem einmal ihr Gesammtaufbau aus Ectodermelementen als Corollar einer scharf gefassten Keimblättertheorie ein unabweisliches Postulat geworden war, durch Austritt von Zellen, sei es aus dem Medullarrohre direct, sei es aus den Spinalganglien, vorgebildet zu sehen. Da aber jene feinen Fasern als erste Anlage der motorischen Nerven erschienen und zwischen die Anlage der Muskeln sich begaben, so sah man in ihnen den ganzen Nerven, wenn auch erst in gebührender embryonaler Kleinheit. Erst in späteren embryonalen Stadien erschienen Kerne auf, und noch später zwischen diesen Fasern. Da nun zugleich die Continuität der

Digitized by Google

Nervenfaser durch Function und Gestalt auch bei den Erwachsenen nie verleugnet zu sein schien, der Achsencylinder auch bei den höchst entwickelten markhaltigen Nerven immer als einheitliches Gebilde in seinen verschiedenen Hüllen sich anatomisch und physiologisch bemerkbar machte, so blieb es bei der Vorstellung von der uranfänglichen Einzelligkeit und Zusammengehörigkeit jeder Ganglienzelle und der von ihr ausgehenden Nervenfaser.

Hätte man statt am Hühnchen und am Kaninchen an Selachiern die ersten Beobachtungen über die Entstehung der Nervenfasern gemacht, so wäre wahrscheinlich jene Doctrin von vorn herein entweder vermieden worden oder wenigstens nicht zu solcher Exclusivität herangewachsen. Das beweist der Umstand, dass BALFOUR, der erste Forscher, welcher die motorischen Nerven der Selachier sich entwickeln sah, sofort mit größter Bestimmtheit die Lehre von der Vielzelligkeit der Nervenfasern aussprach, und dass diese Lehre von mehreren seiner Nachfolger in der Bearbeitung der Selachierembryologie bestimmt vertheidigt ward. So viel ich weiß, ist dieser Deutung BALFOUR's und seiner Nachfolger auf Grund eigener Nachuntersuchung der Selachierentwicklung nur HIS entgegengetreten — und außer HIS noch Einer: der Verfasser dieser Studien.

Dass HIS, gestützt auf seine vieljährigen Beobachtungen an höheren Wirbelthieren, sich bemühte, BALFOUR's sehr wenig detaillirte Beobachtungen zurückzuweisen, kann nicht Wunder nehmen, und Niemand kann seine Angaben besser schätzen, als der Schreiber dieser Zeilen, der trotz reichhaltigen Beobachtungsmaterials zwischen beiden sich diametral entgegenstehenden Auffassungen lange Zeit unentschieden hin und her schwankte und bald mehr der BALFOUR'schen, bald der HIS'schen Auffassung zustimmte. Es war eben schwer geworden, einer herrschenden Anschauungsweise den Boden zu entziehen, zunächst in der eigenen Vorstellung und dann bei Anderen, und dennoch glaube ich heut, dass die Lehre von der Einzelligkeit der Nervenfaser als herrschende Doctrin schwerlich verkündet worden wäre, hätte die Forschung sich von Hause aus auf die Beobachtung der Selachierembryonen stützen können.

Denn gerade bei den Selachiern findet, wie meine 16. Studie schärfer begründet, sich jenes Verhältnis vor, nach dem bei den höheren Vertebraten vielleicht, wenn auch vergeblich, gesucht worden ist: das Austreten ganzer Zellen aus dem Medullarrohre vor der Bildung und dem Austreten zahlreicher, isolirter, kernloser Ausläufer. Freilich ist dies Austreten nur in bestimmten Stadien mit einer meiner

Digitized by Google

jetzigen Auffassung nach beinah jeden Zweifel ausschließenden Sicherheit zu beobachten; ich habe solche Stadien auf Taf. 5 Fig. 13—17 der 16. Studie (Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd.) abgebildet. Hat man einmal derlei Bilder vor Augen gehabt, so wird man den entgegenstehenden Befunden bei den höheren Vertebraten nicht ohne Weiteres gesetzbildende Kraft zumessen, sondern an Modificationen des Processes glauben und Zwischenglieder suchen und annehmen, welche die Einheit des morphologischen Geschehens auch hier erkennen lassen.

Zudem glaube ich, dass es nicht schwer ist, eine Hypothese zu bilden, welche die beiden, scheinbar unvermittelten Processe ziemlich leicht vermitteln dürfte. Ich möchte annehmen, dass die Kerne, welche den motorischen Ausläufern bei höheren Wirbelthierembryonen angehören, erst vergleichsweise spät aus dem Verbande des Medullarrohres austreten und dann bei der starken Zunahme des Mesodermgewebes und seiner bei den höheren Wirbelthierembryonen beträchtlich größeren Dichtigkeit nur schwer zu beobachten und von den Mesodermkernen zu unterscheiden seien. Die langen peripherischen Ausläufer dieser Zellen würden also längere Zeit zwischen dem Mesodermgewebe sich aufhalten, ehe die »sphärischen voluminösen« Kerne, von denen VIGNAL spricht, sich an und auf den Fasern bemerklich machen, falls diese Kerne wirklich austretenden Medullarzellen angehören. Es könnte ja auch sein, dass diese von VIGNAL an Embryonen von 25 mm Länge beschriebenen Kerne wirkliche Mesodermkerne wären, und nicht die Vorstadien jener, nachher bei Embryonen von 18 cm sich findenden, längeren ovalen Kerne, welche der Abbildung nach unzweifelhaft als SCHWANN'sche Kerne zu beurtheilen sind. Vielleicht ergeben weitere Untersuchungen mit schärferen Kriterien angestellt, ob eine solche Hypothese sich bewahrheitet und erweisen lässt.

VIGNAL betont selbst, wie schwer die ovalen Kerne und das ihnen zugehörige Plasma sich von den Fasern isoliren lassen, und das begreift man, wenn Kerne und Plasma den Fasern eben nicht aufgelagert, sondern ihr genetischer Mutterboden sind. Wenn trotzdem VIGNAL die »supposition«, diese Kerne könnten den Fasern angehören, als auf einem »examen un peu superficiel« beruhend ansieht und es für ausreichend hält, auf die Isolirung der Kerne resp. der ganzen seiner Meinung nach auf- oder angelagerten Zellen hinzuweisen, die selbst bei sehr unvollständigen Dissociationen doch gelänge (— steckt hier nicht ein eclatanter Widerspruch? —), so ist

Digitized by Google

darauf zu antworten, dass derlei Dissociationen, gelingen sie oder gelingen sie nicht, doch wohl in ihrer Beweiskraft überschätzt werden. Und gerade VIGNAL wird das um so eher zugeben müssen, als er sich bei Erörterung der Herkunft des Myelins entgegen allen bisherigen Annahmen dafür entscheidet, dasselbe nicht als ein Product der vermeintlich aufgelagerten Bindegewebszelle, sondern des die Fibrillenbündel von Anfang an umgebenden Plasmas anzusehen. Nichts aber ist leichter, als das Myelin vom Achsencylinder zu »dissociiren« — wenn also in diesem Falle die Dissociation nichts gegen die genetische Zusammengehörigkeit beweist, so kann ihr auch nicht eine höhere oder gar durchgreifende Beweiskraft zugesprochen werden, wo es sich um die Dissociation der SCHWANN'schen Kerne und des sie umgebenden Plasmas von den bereits zu größerer Selbständigkeit gediehenen Achsencylindern handelt.

Mir scheint desshalb, dass alle bisherigen Beobachtungen über die Bildung der Nervenfasern in ihrer Beweiskraft bezüglich der Natur und Herkunft der SCHWANN'schen Kerne anfechtbar sind, in keinem Falle aber den in dieser Studie gebotenen Beobachtungen über die Bildung der Schleimcanalnerven die Wage halten können. Letztere erscheinen mir als durchaus unzweideutig; beim besten Willen ist es weder mir, noch Anderen, denen ich die betreffenden Präparate gezeigt habe, möglich gewesen, die Bilder anders zu deuten, als hier geschehen: — wenn aber diese Deutung richtig ist, so dürften wohl auch die Folgerungen zugegeben werden, die ich bisher daraus gezogen habe.

Diese Folgerungen sind freilich viel weittragender, als ich bisher hervorhob. Ich nannte schon oben die Entscheidung der Frage: »ist die Nervenfaser der Ausläufer einer Ganglienzelle? oder setzt sie sich aus zahlreichen Zellen zusammen, als deren Exponenten die SCHWANN'schen Kerne zu gelten haben?« das Fundament unserer Auffassung des Nervensystems. Das könnte übertrieben erscheinen, — ich will desshalb versuchen, den Einfluss einer der bisherigen entgegengesetzten Entscheidung dieser Fundamentalfrage in wenigen großen Zügen zu entwickeln mit dem Vorbehalte, das sehr viel ausführlicher zu unternehmen, wenn ich einen Theil der mir bereits vorliegenden, manches Neue und Überraschende enthaltenden Beobachtungen über Onto- und Histogenese des Medullarrohres veröffentlicht haben werde. Hier seien nur einige entscheidende Punkte berührt.

Ich habe oben dargelegt, wie sich meinen Beobachtungen zu-

Digitized by Google

folge die Nervenfaser mit der Spinalganglienzelle verbindet. Ob alle Einzelheiten dieses immerhin schwierig zu beobachtenden Vorganges sich genau so verhalten, wie es oben geschildert ist, mag meinethalben in Zweifel gezogen werden; ob die Rindensubstanz durch die Verbindung des Plasmas der umlagernden Nervenzellen mit dem Plasma der Ganglienzelle entsteht, oder ob sie einer ausschließlich in der Peripherie der Ganglienzelle vor sich gehenden Differenzirung ihren Ursprung dankt, darüber mag man streiten, und es wird ja über diesen Process sicherlich binnen Kurzem weiteres Licht verbreitet werden. Ob die Ganglienzelle der Spinalganglien von Anfang an auch Ausläufer nach Art der Schwann'schen Zellen bildet, ob diese Ausläufer mit Ausläufern eben solcher Schwann'schen Zellen distal sich verbinden oder etwa der Länge nach, durch Apposition, verschmelzen, ob sie sich etwa bei Verbindung mit Ausläufern von Nervenzellen zurückziehen und mit in die Bildung der Rindensubstanz aufgehen — das Alles mag so oder so sein — Eins aber wird sicherlich nicht in Zweifel gezogen werden können und es ist das Wesentlichste: die Nervenfaser, welche von einer Ganglienzelle peripherie- oder centralwärts ausgeht, ist nicht ein Theil des Plasmas der Ganglienzelle selbst, sondern gehört von dem ersten Schnürring oder von dem ersten der Ganglienzelle angelagerten Schwann'schen Kerne an genetisch anderen Zellen an, ist ein Compositum.

Wenn aber für die sensiblen Fasern und die Spinalganglienzellen diese Thatsache nicht wegzuleugnen ist, wie steht es denn mit den motorischen Fasern und den Ganglienzellen der Vorderhörner? Nach hundert- und tausendfach wiederholten Behauptungen sollen die motorischen Nervenfasern Ausläufer der Vorderhorn-Ganglienzellen sein, und der sog. Deiters'sche Fortsatz, den man mit bestimmtester Sicherheit als Fortsatz des plasmatischen Körpers der Ganglienzellen beschrieben hat, ist als der Anfang und integrirende Theil der motorischen Nervenfaser so allbekannt, dass es fast als Sacrileg erscheinen könnte, die Frage aufzuwerfen: ob denn die genetische Zugehörigkeit dieses Fortsatzes resp. der motorischen Faser zur Ganglienzelle, aus der sie abgeht, sicher gestellt sei? Der erste Schwann'sche Kern, der sich an der motorischen Faser findet, eventuell der erste vor diesem Kern gelegene Schnürring protestirt gegen diese Deutung für sich und alle folgenden Schwann'schen Kerne: sie haben alle Anrecht an der Production dieser bestimmten Nervenfaser, und ob das basale Stück derselben, welches

Digitized by Google

im Inneren des Medullarrohres verläuft, nicht auch ein Product besonderer Zellen, nicht aber der Ganglienzelle selbst sei, ist doch immerhin, gelinde gesagt, eine Frage. Freilich eine Frage, mit der sofort eine andere Frage Hand in Hand geht, welche die Natur und den Ursprung der Fasern der weißen Substanz selbst betrifft. VIGNAL freilich behauptet — und damit spricht er nur die fast allgemein geltende Überzeugung aus — (l. c. pag. 108):

»Il nous est impossible d'admettre, même pour un instant, que la substance blanche puisse avoir une autre origine que les cellules nerveuses« [d. h. die Ganglienzellen] »qu'elle ne soit pas une émanation des prolongements de ces cellules, et qu'elle ait, comme BOLL et EICHHORST l'ont dit, une origine distincte des cellules nerveuses. Tout vient militer en faveur de notre opinion; jamais à aucun moment de la vie, on ne rencontre d'éléments cellulaires dans les fibres nerveuses en dehors de ceux qui leur constituent un revêtement. Si l'hypothèse de BOLL et d'EICHHORST était du reste admise, comment expliquer la soudure des fibres nerveuses et des prolongements des cellules? Que deviendraient ceux-ci s'il n'y avait pas soudure, et quel serait leur sort? Comment transmettraient-elles les impressions?«

VIGNAL kann sich die seriale Verschmelzung von Nervenfasern offenbar gar nicht denken, führt aber doch wenigstens die entgegenstehende Auffassung EICHHORST's an (l. c. pag. 111):

»EICHHORST fait provenir la substance blanche de la transformation des cellules fusiformes qui se souderaient bout à bout et qui se transformeraient en longues fibres; il dit même que l'on peut suivre cette transformation, dans la moelle d'embryons aussi âgés que ceux de trois mois, et qu'elle s'effectue dans une zone intermédiaire entre la substance grise et la blanche.« VIGNAL leugnet zwar diese Vorgänge, aber seinerseits macht er Angaben, welche unter dem Lichte der hier gegebenen Auffassung über die Constitution der peripherischen Nervenfaser doch Deutungen und Folgerungen zulassen, welche die Vielzelligkeit auch centraler Nervenfasern wahrscheinlich machen.

Die Darstellung, welche VIGNAL über die Bildung und Entwicklung der weißen Substanz giebt, erscheint mir vortrefflich, und man muss sie, da sie ziemlich ausführlich ist, nachlesen, um die wenigen Stellen, die ich hier abdrucken will, völlig zu verstehen. Dennoch glaube ich, dem Zweck dieser Studie wesentlich zu dienen, wenn ich wenigstens die folgenden Angaben VIGNAL's hier hervorhebe.

»Que les fibres de la moelle,« heißt es l. c. pag. 113, »soient

Digitized by Google

ou non enveloppées par de la myéline, on aperçoit entre elles un grand nombre de cellules et une matière granuleuse, à l'aide d'un fort grossissement, on reconnait que la majorité de ces cellules sont des cellules de la névroglie que nous décrirons plus loin . . . Outre les cellules de la névroglie, on voit d'autres cellules allongées ne présentant pas de prolongements; ces dernières sont formées par une masse de protoplasma toujours plus allongée suivant un sens que suivant les autres, renfermant un noyau ovalaire. Le protoplasma est toujours assez épais autour du noyau, il diminue de plus en plus d'épaisseur à mesure qu'il s'en éloigne et est bientôt réduit à une simple lame. Les cellules isolées de cette espèce sont rares; généralement on les rencontre intimement appliquées sur une fibre nerveuse et s'enroulant autour d'elle de manière à lui constituer un manchon.

»Ces cellules ne possèdent jamais une membrane d'enveloppe; le protoplasma qui les forme, presque homogène, se colore assez fortement par l'osmium; mais comme elles ne sont pas entourées par une membrane, il est fort difficile de voir leur limite lorsqu'elles se trouvent appliquées sur une fibre nerveuse, et celles qu'on rencontre isolées portent toujours les traces d'un déchirement.«

Und weiter pag. 115:

»Dans les tubes des nerfs périphériques, le noyau de la cellule formant le segment interannulaire est toujours logé dans une encoche de la myéline, dans les tubes complètement développés, ainsi que dans les tubes en voie de développement. Il n'en est pas de même dans les tubes de la moelle, ainsi que Mr. Ranvier l'a signalé pour les tubes adultes. Les noyaux qui se trouvent sur ces derniers font, au contraire, une saillie en dehors . . . .

»Il me semble probable que le protoplasma de la cellule enveloppante a une très grande longueur . . . Le protoplasma entourant les fibres à myéline de la moelle n'est généralement pas aussi net que dans les fibres des nerfs périphériques, car ces tubes ne sont pas limités par une membrane d'enveloppe.

»L'existence d'une mince couche de protoplasma, ainsi que les saillies qu'on observe en divers points du tube nerveux, aussi bien que l'existence de quelques rares gouttelettes de myéline dans la cellule qui vient d'entourer le cylindre-axe, me paraissent être la preuve que la myéline se développe dans l'intérieur même du protoplasma qui entoure les fibres à myéline.

»Dans le chapitre dans lequel je traite du développement des fibres

Digitized by Google

des nerfs périphériques . . . je disais que je pensais que le protoplasma propre à la fibre nerveuse devait jouer un certain rôle dans la formation de la myéline, qui ne devait pas être considérée comme se développant uniquement aux dépens de la cellule connective. . . . Il est difficile d'admettre que la myéline se développe uniquement dans une cellule aussi mince que la cellule qui entoure le cylindre-axe; si l'on admettait, en effet, que la myéline se développe seulement dans le protoplasma de cette cellule, on serait fort embarrassé pour expliquer le rôle du protoplasma périfibrillaire; tandisque si on admet que le protoplasma de ces cellules, en se confondant avec celui qui recouvre les cylindre-axes, prend la propriété de sécréter de la myéline, toutes les difficultés sont levées d'une manière qui me semble rationelle et en accord avec les faits; en outre il serait curieux de voir une substance aussi spéciale que la myéline se développer dans des cellules d'origine aussi différentes, comme nous allons le voir [?], que la cellule de revêtement des tubes nerveux périphériques et la cellule de revêtement des tubes de la substance blanche . . . . . .

»Il nous reste à chercher d'où viennent les cellules qui entourent les fibres de la moelle et les transforment en cylindre-axes. Nous savons [?] que celles qui forment les segments interannulaires des nerfs périphériques viennent des cellules conjonctives embryonnaires, qui entourent les faisceaux et se transforment lorsqu'elles ont pénétré dans leur intérieur.

»Nous ne pouvons guère supposer que celles qui se trouvent dans la moelle ont la même origine, car, d'abord, au moment où la myéline fait son apparition, peu de septa de la pie-mère pénètrent dans la substance blanche, puis les cellules myéliniques de la moelle se distinguent de celles des nerfs périphériques en ce qu'elles n'ont pas de membrane d'enveloppe, formant par leur soudure la gaine de Schwann, il serait donc étonnant [?] de les voir posséder dans une partie du système nerveux une membrane d'enveloppe dont elles seraient dépouillées dans les autres. . . . .

»Dans la substance blanche d'embryon du mouton long de 10 centimètres, outre les cellules de la névroglie, que nous allons décrire dans la suite, on rencontre d'autres cellules qui n'ont pas de caractères bien définis; elles ne paraissent être que de simples cellules embryonnaires. On pourrait supposer qu'elles se transformeront toutes en cellules de névroglie, si dans la substance blanche d'embryons de 14 et 15 centimètres, on ne voyait pas au milieu des cellules de la

Digitized by Google

névroglie et des cellules embryonnaires d'autres cellules allongées, ayant souvent la forme d'une tuile creuse et dont le protoplasma et le noyau présentent exactement les mêmes caractères que celui des cellules embryonnaires; et de plus il n'est pas rare de voir quelques-unes de ces cellules appliquées sur des fibres nerveuses.

»Nous pouvons donc légitimement supposer que les cellules entourant les cylindre-axes et se transformant en cellules myéliniques viennent, comme l'a dit Boll, des cellules embryonnaires de la substance grise et nous ajouterons qu'elles ont la même origine que les cellules de la névroglie.«

Wir ersehen aus dieser Auseinandersetzung, in wie nahem Zusammenhange die Doctrin, die peripherische Nervenfaser sei nichts als der Ausläufer einer Ganglienzelle, mit der anderen steht, die Fasern der weißen Substanz seien Ausläufer je einer Ganglienzelle des Medullarrohres. Wie Vignal aber aus dem Umstande, dass beiden Faserarten das Myelin gemeinsam sei, folgert, letzteres könne nicht ein Product der vermeintlich bindegewebigen Schwann'schen Zellen sein, sondern müsse dem ursprünglichen Plasmamantel des Achsencylinders angehören, von ihm secernirt werden, so werden wir folgern dürfen, dass eben so wie die peripherische Faser zufolge des in dieser Studie gelieferten Nachweises ein Compositum sei, auch die Fasern der weißen Substanz zusammengesetzt seien. Beiden Faserarten werden Belegzellen zugeschrieben, den peripherischen Fasern die Schwann'schen Zellen, den centralen die länglichen Neurogliazellen, von denen Vignal in der eben citirten Weise Nachricht giebt. Da wir nun aber den bündigen Beweis geführt haben, dass die vermeintlichen Bindegewebszellen der peripherischen Fasern nicht Bindegewebe sind, sondern Ectodermzellen, die sogar im Falle der motorischen Fasern denselben Ursprung haben, wie die sogenannten Neurogliazellen, welche den Beleg der weißen Substanzfasern bilden sollen, so ist wohl nichts leichter zu folgern, als dass diese Neurogliazellen mit den Schwann'schen Zellen identisch seien. Dann aber sind sie eben nicht nur Belegzellen, welche die vorgebildeten Achsencylinder umwachsen und ihre plasmatischen Scheiden bilden, sondern sie sind der Mutterboden der Fasern der weißen Substanz selber, und scheiden aus ihrem Plasma die Achsencylinderstücke derselben eben so aus, wie die Schwann'schen Zellen die Stücke Achsencylinder der peripherischen Fasern. Und wenn auch bei den centralen Fasern eine eigentliche Schwann'sche Scheide bisher nicht hat nachgewiesen werden können, so ist das doch bei

Digitized by Google

Weitem nicht ausreichend, um einen genetischen Unterschied beider Zellarten zu deduciren: sie könnten, unbeschadet ihrer Identität, scheidenlos bleiben, zufolge ihrer anderen Lagerung und Umgebung in der Medulla. Auch die Schnürringe der medullaren Fasern sollten fehlen, sind schließlich aber doch von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden.

Können wir also durch diese Schlussreihen wenigstens die Wahrscheinlichkeit der Thatsache folgern, dass die Fasern der weißen Substanz eben so wie die peripherischen zusammengesetzt sind, so gewinnen wir andererseits einen neuen Einblick in die Natur wenigstens eines Theils der Neuroglia. Was es mit der ganzen Kategorie der sog. Stützzellen und Stützfasern auf sich hat, wird vielleicht dabei auch mal endlich vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus zur Klarheit gebracht werden: und das wäre eine wahre Wohlthat für die rationelle Erfassung des Centralnervensystems. Wie das geschehen kann, hoffe ich in der nächsten Studie des Weiteren aus einander zu setzen.

Erweist sich aber die Feststellung der Vielzelligkeit der peripherischen Nervenfaser als der Ausgangspunkt einer Reform für die Natur und Genese der Fasern der weißen Substanz, der Neuroglia und der Deiters'schen Fortsätze, so wird sie auch auf die Auffassung der Ganglienzellen des Rückenmarks und Gehirns einen weitgehenden Einfluss auszuüben im Stande sein. Durch Golgi ist die Lehre der Protoplasmaausläufer auf eine Spitze getrieben worden, welche Nansen Anlass geboten hat, die ausschließlich trophische Bedeutung der Ganglienzellen zu verkünden. Die Unrichtigkeit einer solchen Lehre ergiebt sich wiederum als Folge des Nachweises der Vielzelligkeit der peripherischen Nervenfaser. In der peripherischen sensiblen Faser kann die Ganglienzelle nicht das trophische Centrum der Faser sein, da sie keinen genetischen Zusammenhang mit derselben hat. Worin die Abhängigkeit der Faser von der Ganglienzelle bestehen mag — dass eine solche besteht, lehren die Waller'schen Experimente — ist einstweilen unaufgeklärt: dass sie nicht in dem Sinne eine trophische ist, wie bisher angenommen, folgt aus der Entwicklungsgeschichte der Faser, der eine eben so große Zahl von Ernährungscentren zugeschrieben werden muss, wie Schwann'sche Kerne an ihr nachgewiesen werden. Ist aber eine solche trophische Abhängigkeit der peripherischen sensiblen Faser von der Spinalganglienzelle nicht aufrecht zu halten, so besteht auch kein Grund, die Vorderhornganglienzellen für die trophischen Centren

Digitized by Google

der motorischen Fasern anzusehen. Beide Faserarten werden wohl auf andere, weniger mysteriöse Weise für ihre stoffliche Ernährung sorgen, wie das ja auch schon von ENGELMANN, SIGMUND MAYER und E. NEUMANN durch ihre Untersuchungen über De- und Regeneration der Nervenfasern wahrscheinlich gemacht worden ist. Worin der Einfluss der Ganglienzelle auf die functionelle Gesundheit der Fasern besteht, wird sich vielleicht durch erneute und noch weiter detaillirte Durchschneidungsexperimente nach WALLER näher ergründen lassen, vielleicht tragen auch die Nicotin-Bestreichungs-Experimente LANGLEY's zu einer Klärung der Begriffe über die specifische Function der Ganglienzellen bei und lassen einen mehr tonischen Einfluss an die Stelle des abgewiesenen trophischen treten.

Was dann aber die GOLGI'sche Hypothese über die ausschließlich ernährende Function der sog. Protoplasmaausläufer der centralen Ganglienzellen anlangt, so wird sie vollends problematisch, sobald der Ganglienzelle selbst die trophische Function für die peripherischen Fasern genommen ist. Die GOLGI'sche Hypothese hat freilich schon bei den Neurologen hinreichend viel Gegner gefunden, GOLGI und seine nächsten Schüler halten indessen noch immer an ihr fest. Vielleicht ergiebt eine genauere histogenetische Analyse des Zustandekommens dieser Protoplasmaausläufer einen näheren Einblick in die Bedeutung auch dieser Bildungen, und so sei die Discussion darüber vertagt, bis neue Thatsachen vorliegen.

Dieser kurze Überblick über die veränderte Auffassung der drei das centrale Nervensystem bildenden Kategorien — Fasern der weißen Substanz, Neuroglia und Ganglienzellen — und ihrer Beziehungen zu einander wird mich rechtfertigen, wenn ich die Entscheidung der Frage: was sind die SCHWANN'schen Kerne? für das Fundament unserer gesammten Anschauungen über den Bau und Zusammenhang des Nervensystems erklärte. Aus der klareren und richtigeren Erkenntnis des Baues folgt aber ein besseres Begreifen der Functionen, und da die Functionen des Nervensystems wie die kleinsten vegetativen Processe des Körpers so auch die höchsten und complicirtesten seelischen Processe einschließen, so hat die Entscheidung jener Frage wohl eine Tragweite, wie wenig oder keine andere histogenetische Frage.

Möchte es mir gelungen sein, zu dieser Entscheidung beigetragen zu haben.

Vor dem Schluss dieser Studie habe ich noch die erfreuliche Pflicht, zweier Autoren zu gedenken, welche in der von mir ein-

Digitized by Google

geschlagenen Richtung schon eine Strecke Weges zurückgelegt hatten, ehe ich die entscheidenden Thatsachen kennen lernte.

Der Eine dieser Forscher ist GOETTE. In seiner »Entwicklungsgeschichte der Unke«, die im Jahre 1875 erschien, wird die Entwicklung der Spinalganglien auf pag. 479 beschrieben. Eine Reihe von Angaben, die an dieser Stelle gemacht werden, kann ich freilich nicht als zutreffend anerkennen, auch wenn ich des Umstandes eingedenk bleibe, dass GOETTE an anderem Material als ich gearbeitet hat. Über die Beziehung der Ganglienzelle zu den Nervenfasern hat aber GOETTE, wie es scheint, den meinigen sehr ähnliche Beobachtungen gewonnen. Ich halte es für meine Pflicht, die bezüglichen Angaben hier wörtlich zum Abdruck zu bringen (l. c. pag. 480):

»— Die Ganglienzellen bleiben bis in die spätere Larvenzeit ohne alle Verbindung mit den Nervenfasern, wachsen aber beträchtlich in ihren feinkörnigen Zellenleibern. Sobald sie eine gewisse Größe erreicht haben, bemerke ich häufig an gehärteten Präparaten, dass zwischen den scharfen Grenzlinien der Ganglienzellen und deren feinkörnigem Inhalte entweder stellenweise oder im ganzen Umfange ein schmaler klarer Saum entstanden ist, den ich an frischen Präparaten nicht wiederfinde. Ich schließe daraus auf die Anwesenheit einer festen äußeren Hülle, von welcher die zarte Innenmasse sich bei der Erhärtung trennt. Zu gleicher Zeit erhalten die Ganglienzellen ihre Fortsätze auf folgende Weise. Zwischen ihnen liegen sowohl breite, doppelt contourirte Nervenfasern, mit denen sie eine unmittelbare Verbindung nicht eingehen, als auch spindelförmige Kerne, an deren beiden Enden äußerst dünne Fäden auslaufen, Bildungen, wie ich sie gleich auch an den eigentlichen Nervensträngen beschreiben werde. Diese Kerne schmiegen sich nun einzeln oder zu zweien (mehr habe ich wenigstens nicht gesehen) einer Ganglienzelle an, so dass man Anfangs beide Körper deutlich unterscheidet; darauf verschwindet aber die Grenze zwischen ihnen, der freie Umriss des Kerns geht unmerklich in denjenigen der Ganglienzelle über, und die Verschmelzung beider ist endlich so weit vorgeschritten, dass der frühere Kern nur wie eine dunkle Spitze der Zelle erscheint, welche in einen fadenförmigen Fortsatz ausläuft. Zur weiteren Bestätigung dieses Vorganges führe ich noch an, dass, so lange die Grenze zwischen dem Kerne und der Ganglienzelle noch scharf ausgeprägt ist, die peripherische, durch die Schrumpfung des Zellenleibes zwischen ihm und der äußeren Hülle hervorgerufene Lücke auch unter dem Kerne sichtbar ist, nach der genannten Verschmel-

Digitized by Google

zung aber dort unterbrochen erscheint. Dass an den Kernen, welche mit den Ganglienzellen verbunden sind, oft kein Fortsatz vorhanden ist, darf bei der großen Zartheit dieser Ausläufer und bei der sich daraus ergebenden Schwierigkeit, sie in dem Gewirr der übrigen Fasern zu erkennen, nicht Wunder nehmen; dagegen ist es auffallend, dass solche Kerne nie mehr als je einen Fortsatz zu besitzen scheinen, während die freien Spindelkerne ihrer stets zwei zeigen. Mir scheint dies so zusammenzuhängen, dass diese zwei Fortsätze von zwei entgegengesetzten Polen des Kerns abgehen und der Achse des Ganglions parallel laufen; sieht man nun einen Fortsatz mitten aus dem mit einer Ganglienzelle verschmolzenen Kerne entspringen, so muss der andere in entgegengesetzter Richtung liegen, also der Ganglienzelle angeschmiegt und dadurch unkenntlich sein, um sie dann ohne Kernanschwellung und daher eben so unbemerkt zu verlassen. Eine andere Entstehungsweise der Ganglienzellfortsätze als die geschilderte habe ich nirgends angedeutet gefunden; doch genügt diese Kenntnis vollständig, um sich die Entwicklung der unipolaren wie der bi- und multipolaren Ganglienzellen zu erklären. Die Erhaltung und Verwachsung oder der Schwund des der Ganglienzelle angeschmiegten Fortsatzes kann uni- und bipolare, bei der Anwesenheit von mehr als einem angewachsenen Kerne multipolare Zellen oder solche mit zwei nicht polar entgegengesetzten Fortsätzen herstellen. Eine wesentliche Veränderung der beschriebenen Form der Spinalganglienzellen habe ich bis nach dem Ablauf der Larvenmetamorphose nicht angetroffen. Erwähnt sei nur, dass gegen das Ende dieser Periode die Oberfläche der inneren Zellsubstanz mit der Hülle bisweilen in ähnlicher Weise, wie ich es am Rückenmarke beschrieb, an vielen discreten Punkten in festere Verbindung tritt, so dass bei der schon erwähnten Schrumpfung jener Substanz zwischen ihr und der Hülle eine Anzahl von zarten Brücken ausgezogen wird, welche an die von Max Schultze innerhalb der Ganglienzellenscheide abgebildeten Fortsätze erinnern. Diese bindegewebige Scheide entwickelt sich aber natürlich nicht unmittelbar aus der structurlosen Cuticula, sondern die letztere ist nur die Unterlage für die von außen hinzutretenden bindegewebigen Elemente der Zwischensubstanz der Ganglien.«

Habent sua fata libelli! Dass diese, im Wesentlichen richtige Darstellung des wirklichen histogenetischen Verhältnisses zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser volle sechzehn Jahre in einem doch häufig citirten Werke von allgemeiner Bedeutung völlig hat übergangen werden können, ist gewiss merkwürdig genug. Merkwürdig in

Digitized by Google

doppelter Richtung, sowohl wegen des Verhaltens der Leser wie des Autors. Dass KÖLLIKER z. B. diese GOETTE'schen Beobachtungen nicht einmal in seinem Handbuche der Entwicklungsgeschichte erwähnt, ist eben so auffallend, wie dass GOETTE selbst, bei der weitreichenden, principiellen Tragweite seiner Beobachtungen sie nicht weiter verfolgt und dem wissenschaftlichen Publicum aufgezwungen hat. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass sich GOETTE damals dieser Tragweite nicht bewusst gewesen wäre, zumal er im Jahre 1888 gelegentlich einer vorläufigen Mittheilung über die Entwicklung der Petromyzonten (in: Z. Anzeiger 11. Jahrg. 1888. pag. 162) sagt: »die Gewebsbildung des Nervensystems fand ich bei *Petromyzon* wesentlich eben so wie s. Z. bei den Amphibien« und ausdrücklich wiederholt: »jedenfalls entstehen Nervenfasern und Nervenzellen getrennt und verbinden sich erst secundär«; immerhin enthalten doch andere, auch hier wieder gemachte Angaben so wesentliche Abweichungen von meinen Beobachtungen, dass ich beinahe annehmen möchte, GOETTE habe den principiellen Gehalt der von ihm beobachteten Thatsachen weniger vor Augen gehabt, als man a priori glauben sollte. Dass er auch die Composition der Nervenfaser aus getrennten Zellen gesehen hat, geht aus seiner Darstellung (Entwickl. der Unke pag. 482 ff.) hervor, aber auch dabei gelingt es ihm nicht vollständig, die wirklich sich abspielenden Processe zu sondern, und er nimmt an, dass durch Verschmelzung des nach der »Fibrillenbildung« übrig bleibenden Plasmas eine »Zwischensubstanz« zu Stande kommt, welche theils die SCHWANN'sche Scheide, theils später die Marksubstanz liefert. Diese Darstellung ist gewiss nicht unrichtig, aber sie ist — so weit ich über das mir fremde Beobachtungsmaterial zu urtheilen befugt bin — nicht bestimmt genug, so dass sich schwerlich ein mit den Vorgängen der Nervenfaserbildung Vertrauter ein klares Bild der Vorgänge, wie sie GOETTE schildert, machen kann. Verfehlt aber ist es, dass GOETTE nicht nur die sensiblen Nervenfasern aus Zellmaterial der Ganglienleiste hervorgehen lässt, sondern auch die motorischen, deren Wurzeln er von dem peripherischen Ende der Ganglienanlagen in das Medullarrohr hineinwachsen lässt! Vielleicht erklärt sich der todte Punkt, auf den die GOETTE'schen Darlegungen gerathen sind, durch diesen und einige andere Missgriffe in der Beobachtung und Darstellung des Details. Immerhin aber bleibt es ein unzweifelhaftes Verdienst GOETTE's, die genetischen Beziehungen zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser zuerst erkannt zu haben.

Digitized by Google

Der zweite Forscher, dessen ich hier zu gedenken habe, ist Apáthy. In einer ungarisch geschriebenen Abhandlung hat Apáthy die Resultate von Untersuchungen niedergelegt, welche er im Jahre 1884 über die Molluskenfamilie der Najaden angestellt hat (in: Nat. Abhandl. Ungar. Akad. 14. Bd. 1885). Ein Auszug dieser Arbeit, von Apáthy selbst geliefert, findet sich im Biolog. Centralblatt 7. Bd. 1887. pag. 621 unter dem Titel: »Studien über die Histologie der Najaden.« Auf pag. 628 beschreibt der Verfasser das Nervengewebe folgendermaßen:

»Ich unterscheide die zelligen Elemente des Nervensystems der Muscheln in Ganglienzellen und Nervenzellen. Erstere dienen für die Nervenzellen als Ausgangspunkte, unterbrechen sie hier und da und vermitteln ihre Endigung. Die Nervenzellen liegen in den Nervenfasern selbst, eingebettet zwischen den Primitivfibrillen derselben, und entsprechen histogenetisch den zwischen den Primitivfibrillen der contractilen Substanz eingelagerten Muskelzellen. Die Nervensubstanz, d. h. die leitende Substanz, ist auch hier Product der Nervenzellen und ist nicht als bloßer Fortsatz aufzufassen. Die Primitivfibrillen sind hier, ähnlich wie bei den Muskeln, durch eine interfibrilläre Substanz zusammengehalten. . . . Bei den Verzweigungen der Faserbündel gehen die einzelnen Fasern mit der Gesammtheit ihrer Primitivfibrillen in die Zweige über. An ihrem Bestimmungsorte angelangt bilden die Fasern ein dichtes Netz, in welches hier und da Ganglienzellen eingelagert sind und in welchem sich die Primitivfasern unter einander vermischen. Von diesem Netze gehen endlich kleine Nervenzweige aus, welche Primitivfibrillen von verschiedenen Fasern enthalten und sich unmittelbar vor ihrer Endigung noch einmal verzweigen und ein Endnetz bilden, dessen Faden den Primitivfibrillen entsprechen und dessen Knoten entweder ganz kleine Ganglienzellen oder nur einfache Verdickungen, hauptsächlich an Kreuzungspunkten, sind. Von dem Endnetze treten die Endfasern, welche immer nur einer Primitivfibrille entsprechen, ab und setzen entweder unmittelbar oder durch Vermittlung von kleinen Anschwellungen oder Endplättchen an die Zellen an oder umgeben auch im Epithel die letzteren mit einem feinen Netze.

»Die länglichen Kerne der Nervenfasern, resp. Nervenzellen, sind eben so wie die Kerne der Muskelfasern mit einem Protoplasmahofe umgeben, der an den beiden Seiten kaum wahrnehmbar ist, aber an den beiden Polen sich zu einem langen Fortsatze auszieht. Diese

Digitized by Google

Fortsätze enthalten eine oder mehrere Reihen Körnchen, welche sich in Überosmiumsäure stark schwärzen. Diese Zellen (Nervenkern mit Protoplasmahof) verwechselt H. SCHULTZE mit jenen wirklich bindegewebigen Zellen, welche nicht in, sondern zwischen den Nervenfasern gelegen sind und dorthin mit den Fortsätzen der bindegewebigen Hülle der Faserbündel gelangen. Einigemal fand ich auch Nervenkerne in Theilung begriffen und erkläre diese eben so wie die betreffende Erscheinung bei den Muskelfasern.

»Die Angaben von H. SCHULTZE, dass die bindegewebige Hülle der Hauptganglienpaare keine Fortsätze in das Innere hineinsende, kann ich nicht bestätigen; ich fand zwischen den einzelnen Ganglienzellen feine Fortsätze des Bindegewebes, dessen Zellen bis in den centralen Fasertheil mit hineindrangen. Die Fortsätze umhüllen einzelne Ganglienzellen oft in der Weise, dass sie nach dem Ausfallen der letzteren als deren Membran erscheinen können, wie sie denn auch SCHULTZE für solche hielt. Andererseits könnte eine solche Membran auch durch den Umstand vorgetäuscht werden, dass bei der Conservirung der centrale Theil einzelner Ganglienzellen verhältnismäßig schneller sein Volum verringert, als ihr peripherischer, concentrisch geschichteter Theil, welcher in die Fasern übergeht. Die von DOGIEL beschriebenen apolaren Ganglienzellen, von denen allein die Herzmuskeln innervirt werden sollen, fand ich sowohl hier wie anderwärts und halte ihre Wirkung für eine Art von Inductionsvorgang, doch bemerkte ich eben so gut eine große Anzahl mit Fortsätzen versehener Ganglienzellen in der Herzwand. . . .«

Auf diese Darstellung seiner histologischen Befunde beruft sich APÁTHY in einem späteren Aufsatze, welcher unter dem Titel: »Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden?« im Biolog. Centralblatte 9. Bd. 1889 erschienen ist. Dieser Aufsatz stellt eine Reihe von Thesen über die histologische Beschaffenheit und den Zusammenhang der Elemente des Nervensystems auf, welche sich mit den traditionellen Auffassungen nicht, mit den in dieser Studie aus der Entwicklungsgeschichte ermittelten Thatsachen aber sehr gut vereinigen lassen. Es ist ein entschiedenes Verdienst APÁTHY's, die meisten der jetzt thatsächlich an embryologischem Materiale gewonnenen Erkenntnisse, gestützt auf frühere an Mollusken und Anneliden gemachte histologische Befunde behauptet resp. postulirt zu haben, und es ist nur ein Act der Gerechtigkeit, wenn ich hier mittheile, dass APÁTHY einen Theil seiner Auffassungen in

Digitized by Google

mündlichen Debatten gegen mich vertheidigte, als ich noch an der Ausläufertheorie festhalten zu müssen glaubte, obwohl schon der erste Schritt zu ihrer Erschütterung durch die in der 14. Studie beschriebene Einwanderung einzelner Medullarzellen in die motorischen Rückenmarkswurzeln auch für mich selbst gethan war. APÁTHY unterschied schon damals zwischen Ganglien- und Nervenzelle, fasste die SCHWANN'schen Kerne als Nervenkerne, ließ die Nervenfaser durch die Verbindung vieler Nervenzellen entstehen und sah, in der Weise, wie er es in jenem oben citirten Aufsatz im Biolog. Centralblatt geschildert hat, den Achsencylinder, das Myelin und die SCHWANN'sche Scheide durch innere Differenzirung aus dem Plasma seiner Nervenzellen hervorgehen. Die Bestätigung, welche diese Studie seinen Auffassungen gewährt, ist der beste Beweis, wie gleichmäßig die Structur des Nervensystems im Thierreich ist, da, was von Mollusken und Anneliden behauptet und abstrahirt ward, nun durch die Embryologie der Vertebraten bewiesen und erweitert werden konnte.

Der APÁTHY'sche Aufsatz befindet sich wohl in den Händen der meisten Leser dieser Studie, kann also leicht nachgelesen werden: ihn in seinen Einzelheiten hier genauer zu analysiren, kann ich desshalb füglich unterlassen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 16.

Fig. 1—9. Horizontalschnitte durch den Nervus buccalis eines *Mustelus*-Embryos von 14 mm Länge. (*N.b*) Nervus buccalis; (*C.infr*) Canalis infraorbitalis. Bei Fig. 8 u. 9 ist der aus dem Ectoderm sich abspaltende Nerv nicht mehr von seinem Mutterboden, dem Epithel des Schleimcanals, zu unterscheiden; der auf Fig. 9 folgende Schnitt zeigt keine Differenzirung des Schleimcanals mehr. Vergr. 330.

Fig. 10—22. Horizontalschnitte durch das Ganglion ophthalmici u. buccalis und durch den N. buccalis eines *Pristiurus*-Embryos von 10 mm Länge. Vergr. 330.

Fig. 10. Schnitt durch das Ganglion des Nervus ophthalmicus superficialis und des Nervus buccalis. (*Sup.orb*) Epithel des Canalis supraorbitalis; (*H*) durch die Conservirung hervorgerufener Hohlraum zwischen Ganglion und Mesodermgewebe; (*G.ophth*) das Ganglion beider Nerven in unmittelbarem Contact mit der anliegenden Epidermis, aus welcher Nervenzellen in das Ganglion übertreten; (*N.ophth.super*) der Anfangstheil des N. ophthalmicus superficialis, welcher wie in

Digitized by Google

einer Rinne des anliegenden Schleimcanalepithels verläuft; (*G.g*) oberstes Stück des G. geniculi.

Fig. 11. (*K.sp*) dorsale Partie der Spritzlochspaltenwandung.

Fig. 12. (*G.b*) Partie des G. ophthalmicum für den N. buccalis.

Fig. 13—22. (*N.b*) Nervus buccalis; (*C.infr*) Canalis infraorbitalis. Auf Fig. 22 ist der Nerv nicht mehr vom Epithel des Schleimcanals zu unterscheiden.

Tafel 17.

Fig. 1—10. Schnitte durch einen Embryo von *Centrina Salvianii* von 32 mm Länge.

Fig. 1. Querschnitt, welcher den N. ophthalmicus superficialis an seiner gegen die Nase zu absteigenden Partie getroffen hat. Der Nerv ist eben im Begriff, sich von dem Epithel des Schleimcanals (*C.supr*) loszulösen, bleibt aber mit den sich aus demselben differenzirenden Papillen (*Pap*) in Zusammenhang. Vergr. 330.

Fig. 2—5. Papillen des supraorbitalen Schleimcanals mit von ihnen abgehenden Nervenästen (*N*) des N. ophthalmicus superficialis. Vergr. 330.

Fig. 6—8. Horizontalschnitte durch die absteigende Partie der Lorenzini'schen Ampullen. Aus dem verdickten Ectodermepithel derselben sondern sich Nervenzellen (*N*) ab, welche zu Ästen des N. ophthalmicus superficialis werden. Vergr. 330.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch den Kopf, um den Verlauf des N. ophthalmicus superficialis mit seinen Zweigen und daneben den N. ophthalmicus profundus (*ophth.prof*) oder nasociliaris zu zeigen. Vergr. 90.

Fig. 10. Eine Papille des infraorbitalen Schleimcanals mit dem von ihr ausgehenden Zweige des N. buccalis, welcher durch Zerstörung des Zusammenhanges frei zwischen der Papille und dem Mesoderm liegt und bei (*ax*) zwei differenzirte Achsencylinder erkennen lässt, deren Schwann'sche Kerne bei (*Schw*) liegen. Vergr. 330.

Fig. 11—13. Schnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von 29 mm Länge.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch die Ohrgegend. (*Mar*) Medullarrohr; (*Ohrbl*) Ohrblase; (*Pap*) Papillen der Schleimcanäle; (*N*) davon ausgehende Nervenfasern. Vergr. 60.

Fig. 12 u. 13. Stücke dieser Nervenkettenfasern bei 520facher Vergrößerung. (*Schw*) Schwann'sche Kerne; (*ax*) Achsencylinder; (*Mes*) Mesodermzellgewebe.

Tafel 18.

Fig. 1—7. Horizontalschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo von 27 mm Länge.

Fig. 1—4. Zwei Papillen des supraorbitalen Schleimcanals mit ihren Nerven. Vergr. 225. (*A*) die eine Papille, welche auf Fig. 1 gerade in der Mitte des Ausführungsganges (*a*) getroffen ist. Auf Fig. 2 geht von ihrem blinden Ende der gelb gefärbte Nerv ab. Auf Fig. 3 ist die Papille (*B*) ebenfalls durch ihren Ausführungsgang (*b*) geschnitten, ihr Nerv (N_1) ist auf

Fig. 5 bei 520facher Vergrößerung wiedergegeben.

Fig. 6 stellt einen anderen Nerven mit Mitosenbildung an seiner peripherischen Wurzel dar. Vergr. 520.

Digitized by Google

Fig. 7 zeigt die Papille mit ihren nach innen protoplasmareichen Cylinderzellen. Vergr. 225.

Fig. 8—11. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Scyllium catulus*.

Fig. 8. Drei Nervenzweige des N. ophthalmicus superficialis, welche von den zugehörigen Papillen (*Pap*) zu einem Stamm zusammenlaufen. (*Ect*) Ectoderm. Vergr. 220.

Fig. 9—11. Papillen, die eben aus dem Ectoderm sich nach innen hervorheben und ihre Nerven mit breiter Platte beginnen, dann aber zu Fasern mit je einer Reihe von Kernen auslaufen lassen. Vergr. 330.

Tafel 19.

Fig. 1—6. Schnitte durch *Pristiurus*-Embryonen von 13 mm Länge; sie gehen horizontal durch das Ganglion und den Nervus buccalis, sowie den zugehörigen Infraorbitalschleimcanal. Vergr. 220. (*Gb*) das Ganglion, (*N.b*) der Nervus buccalis; (*G.g*) das Ganglion Gasseri, dem sich das G. buccalis angelegt hat; (*N.inf.max*) der Nervus infra-maxillaris; (*Schl*) der infraorbitale Schleimcanal, zwischen welchem und dem Ganglion resp. Nervus buccalis auf Fig. 1—3 u. 5 je ein Zweig auswächst, während auf Fig. 6 auch einige Zweige des N. infra-maxillaris zu sehen sind.

Fig. 7—12. Querschnitte durch einige Papillen und die von ihnen ausgehenden Nerven eines *Pristiurus*-Embryo von 28 mm Länge. Verg. 520.

Fig. 7 zeigt die 8 Papillen auf dem Querschnitte durch ihre Ausführungsgänge, die in jedem einzelnen als kleines Lumen zu erkennen sind.

Fig. 8 zeigt die Papillen *a*, *b*, *c* u. *d* durch die eigentliche Papille geschnitten, während von den übrigen noch die Ausführungsgänge getroffen sind.

Fig. 9. Bei *a—e* Schnitte durch den von der Papille ausgehenden Nervenstrang, bei *f* durch die Papille dicht hinter dem blinden Ende des Ausführungsganges, bei *g* durch den Ausführungsgang, bei *h* durch die Papille dicht vor dem Ende des Ausführungsganges.

Fig. 10 die Papillen *a—f* durch den Nervenstrang geschnitten, *a* und *d* sind bereits zu einem gemeinsamen Nerven zusammengetreten, *g* ist noch durch den Ausführungsgang, *h* durch die Papille vor dem Ende desselben getroffen.

Fig. 11 Schnitte durch drei Nervenstränge, *a* und *b* zeigen nur eine Zelle, *c* mehrere Zellen, bei (*ax*) ist der im Plasma sich differenzirt habende Anfang des Achsencylinders zu sehen.

Fig. 12 zeigt einen Nervenstrang in schrägem Schnitt. Bei (*ax*) die Achsencylinderanfänge.

Fig. 13. Zusammenlaufende Zellkettenfasern der Papillennerven desselben Embryos, welche zwischen sich Mesodermgewebe fassen, aus dem das Neurilemm hervorgeht. Vergr. 225.

Fig. 14—16. Horizontalschnitte durch Embryonen von *Scyllium canicula* von 22 mm Länge.

Fig. 14 u. 15. Schnitte durch das Ganglion laterale. Vergr. 220. Die helleren Zellen sind Ganglienzellen, die dunkleren Nervenzellen. (*Peri.lat*) der peripherische N. lateralis, (*W.lat*) die Wurzelfasern des Lateralis.

Fig. 16. Lateralisganglion mit beginnender multipler Kernbildung bei (*x*). Vergr. 520.

Digitized by Google

Tafel 20.

Fig. 1—4. Sagittalschnitte durch einen *Scyll. canicula*-Embryo von 7 mm Länge.

Fig. 1. Das Ganglion geniculi (*G.g*) in seiner Anlagerung an das Kiemenspaltenepithel des Spritzloches mit dem von ihm ausgehenden N. hyoideus (*N.h*); (*Spr.Sp*) die Spritzlochspalte; (*G.ophth*) das Ganglion des N. ophthalmicus superficialis und des N. buccalis; (*Art*) Spritzlocharterie. Vergr. 90.

Fig. 2. Ein Theil desselben Schnittes bei 220facher Vergrößerung. (*Nz*) die vom Ectoderm in das Ganglion einwandernden Nervenzellen.

Fig. 3. Der N. hyoideus (*N.h*) in seiner Lagerung neben dem aus der Hyoidkopfhöhle hervorgehenden Muskelschlauch (*M.Schl*); (*V*) hintere Hyoidvene. Vergr. 90.

Fig. 4. Ein Theil desselben Schnittes bei 520facher Vergrößerung. (*y*) aus dem N. hyoideus sich ablösende und zwischen die Zellen des Muskelschlauches sich begebende Nervenzellen; (*Mes*) Mesoderm; (*Ect*) das Kiemenectoderm.

Fig. 5—6. Schnitte durch Embryonen von *Scyllium catulus* von 33 mm Länge.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen. (*Gl.ph*) N. glossopharyngeus; (*S.g*) die an demselben befindlichen sympathischen Ganglien; (*Art*) Arterie; (*V*) vordere Vene; (*Kbl*) die Kiemenblättchen durchschnitten; (*Kn*) die Knorpelstrahlen. Vergr. 38.

Fig. 6. Ein Theil desselben Schnittes bei 225facher Vergrößerung.

Fig. 7—10. Schnitte durch einen Embryo von *Scyll. catulus* von 26 mm Länge.

Fig. 7. Horizontalschnitt durch die drei hintersten Kiemenbogen. (*S.g*) sympathische Ganglien; (*At.V.G*) Atrio-Ventricular-Ganglion; (*Art*) Kiemenarterien; (*V.V*) vordere Venen; (*h.V*) hintere Venen; (*b.V*) äußerer Kiemenfaden; (*Sp.N*) Spinalnerven zum Plexus brachialis; (*L*) Leber; (*D.C*) Ductus Cuvieri. Vergr. 80.

Fig. 8. Eines der sympathischen Ganglien des Glossopharyngeus auf dem Horizontalschnitt. (*SG*) das Ganglion; (*N*) davon ausgehende Nervenfaser mit deutlich differenzirtem Achsencylinder bei (*Ax*). Vergr. 520.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch die Herzgegend. (*V*) Herzkammer; (*Atr*) das Atrium; (*L.A*) Leberarterie; (*At.V.G*) Atrioventricularganglion im Anfangstheil der Klappen; (*Sp.N*) Spinalnerven. Vergr. 80.

Fig. 10. Horizontalschnitt durch die Vagusganglien, von denen die Herznerven (*H.N*) ausgehen. (*N.int*) Ramus instestinalis vagi; (*S.G*) sympathische Ganglien der zum Plexus brachialis ziehenden vordersten Spinalnerven. Vergr. 30.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Herzgegend eines *Scyll.catulus*-Embryos von 33 mm Länge. *D.* Darmlumen; (*D.C*) Ductus Cuvieri; (*At.V.G*) Atrioventricularganglien; (*H.M*) Herzmuskulatur; (*L*) Leber. Vergr. 80.

Fig. 12. Aus demselben Schnitt. Der Ductus Cuvieri mit den Atrioventricularganglien (*At.V.G*) bei 220facher Vergrößerung.

Tafel 21.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Ganglion laterale eines *Raja*-Embryos von ca. 42 mm Länge. (*A*) Ganglienzelle; (*B*) ihr Kern; (*N*) Nerven-

Digitized by Google

kerne, welche die Ganglienzellkapsel bilden, (N_1) SCHWANN'scher Kern der peripherischen Faser, (N_2) SCHWANN'scher Kern der centralen Faser. Vergr. 520.

Fig. 2. Dasselbe bei einem etwas jüngeren *Raja*-Embryo. Vergr. 520.

Fig. 3. Dasselbe bei einem *Acanthias*-Embryo von 80 mm Länge. (*r*) die aufgelagerte Rindensubstanz. Vergr. 520.

Fig. 4. Dasselbe bei einem *Pristiurus*-Embryo von 27 mm Länge, in noch jüngerem Stadium als Fig. 2. Vergr. 520.

Fig. 5. Schnitt durch das Spinalganglion eines *Pristiurus*-Embryos von 28 mm Länge. Die Nervenzellen (*x*) beginnen eben sich zur Bildung der Ganglienzellkapseln um die einzelnen Ganglienzellen (*y* herum zu gruppiren. Vergr. 520.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Vagus-Lateralis-Wurzel und Ganglien eines *Scyllium catulus*-Embryos von 24 mm Länge. Zur topographischen Darstellung der hauptsächlich bei (*x*) Platz greifenden enormen Zellvermehrung. Die kleinen schwarzen Punkte deuten die multiple Kernvermehrung an, welche auf der folgenden Figur näher dargestellt ist. Vergr. 90.

Fig. 7. *a—w* Mitosenbildung und multiple Kernvermehrung des Lateralisganglion der Fig. 6 bei 520facher Vergrößerung.

Fig 8. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Scyllium catulus* von 9 mm Länge. Ein eben angelegtes Spinalganglion. Bei (*Gl*) die noch sehr starke Ganglienleiste; (*Rz*) die Nerven- oder Rindenzellen des Ganglions; (*Gz*) die eben in Differenzirung begriffenen centralen Ganglienzellen. Vergr. 320.

Fig. 9—11. Sagittalschnitte durch ein Spinalganglion eines *Scyllium canicula*-Embryos von 12 mm Länge aus etwas älterem Stadium als das auf Fig. 8 dargestellte. Die Differenzirung der centralen Ganglienzellen (*Gz*) ist sehr viel deutlicher geworden, die Ganglienleiste (*Gl*) ist verschmälert, die Rinden- oder Nervenzellen (*Rz*) haben beträchtlich zugenommen, bei (*F*) sieht man die von ihnen ausgehenden Achsencylinderfasern, welche um die Ganglienzellen herumliegen, ohne mit ihnen zusammenzuhängen. Vergr. 520.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Spinalganglion von *Scyllium catulus* von 24 mm Länge, um die allmähliche Durchdringung des Ganglions und der centralen Ganglienzellen (*Gz*) mit Rinden- oder Nervenzellen (*Nz*) zu zeigen. Verg. 320.

Fig. 13. Dasselbe von einem Embryo von *Scyll. canicula* in beträchtlich älterem Stadium, bei (*x*) Beginn der multiplen Kernvermehrung.

Tafel 22.

Fig. 1—9. Horizontalschnitte eines *Pristiurus*-Embryo von 13 mm Länge, die Bildung der ersten Faserbahnen eines sensiblen Spinalganglions darstellend. Vergr. 520. Die Schnitte beginnen am Rücken und gehen ventralwärts. (*Sp. G*) Spinalganglion; (*Med*) Medulla; (*Mes*) Mesodermzellen; (*a*) Achsencylinder, theils im Längsverlaufe wie bei Fig. 1 u. 2, theils auf Querschnitten wie bei Fig. 3—5; (*b*) Faserbildung von Wurzelfasern, bei der die Bildung des Achsencylinders durch die Conservirung undeutlich geworden, das Plasma

Digitized by Google

der betreffenden Zellen aus einander gewichen ist, (*b'*) desgleichen von peripherischen Fasern; (*W.S*) weiße Substanz in ähnlichem durch die Conservirung bewirktem Zustande; (*G.Z*) central gelegene, in Differenzirung begriffene Ganglienzellen; (*M.N*) Durchschnitt des aus wenigen Zellen und Fasern bestehenden motorischen Nerven; (*Ch*) Chorda; (*S.N*) Durchschnitt des aus wenigen Zellen und Fasern bestehenden sensiblen Nerven.

Fig. 1. Durchschnitt der höchsten Kuppe des Spinalganglions, wo es durch die Ganglienleiste noch mit den benachbarten Ganglien gleichmäßig verbunden ist. Bei (*a*) der mit Achsencylinder versehene Ausläufer einer Nervenzelle, welche eine in das Medullarrohr eindringende Wurzelfaser entsendet.

Fig. 2. Nächst gelegener Schnitt, von dem bei (*a*) gleichfalls ein Achsencylinder in das Medullarrohr eindringt.

Fig. 3. Etwas tiefer gelegener Schnitt, welcher bei (*b*) eine doppelte Faserbildung getroffen hat, die aber durch die Conservirung undeutlich geworden ist. Bei (*a*) deutlich durchschnittene Achsencylinder zweier Nervenzellen.

Fig. 4. Das Ganglion rückt weiter ab vom Medullarrohr, Mesoderm schiebt sich zwischen beide. (*W.S*) Durchschnitte, aber nicht gut conservirte Fasern der weißen Substanz.

Fig. 5. Schnitt durch das Ganglion noch über dem mittleren Abschnitt, in welchem die Differenzirung der central gelegenen Zellen zu Ganglienzellen beginnt.

Fig. 6. Schnitt durch die dorsaler gelegenen, bereits in Differenzirung zu Ganglienzellen (*G.Z*) begriffenen centralen Zellen. Bei (*b*) die um die Ganglienzellen gelegenen, in Faserbildung begriffenen Nervenzellen, welche sich zunächst noch an die Wurzelfasern anschließen.

Fig. 7. Schnitt durch die Mitte des Ganglions. Fast lauter in Differenzirung begriffene Ganglienzellen sind getroffen. Keine Faserbildung ist zu sehen, wenige Nervenzellen bilden die Rinde des Ganglions. Der Schnitt hat die Chorda (*Ch*) getroffen, eben so auch den aus wenigen Zellen und deren Fasern bestehenden motorischen Nerven (*M.N*).

Fig. 8. Schnitt durch das ventrale Ende des Ganglions, in dem keine Ganglienzellen, sondern nur noch Nervenzellen sich finden, mit Faserbildung (*b*) an der äußeren Seite des Ganglions.

Fig. 9. Schnitt durch den sensiblen Nerven, der vom Ganglion abwärts wächst.

Fig. 10. Derselbe Embryo. Horizontalschnitt durch drei Metameren, auf der Höhe der Chorda. Vergr. 220. (*Ect*) Ectoderm; (*Mes*) Mesodermzellen; (*Myo* 1, 2, 3) drei Myotome; (*M.N* 1, 2, 3) drei motorische Nerven, von denen bei (*a* u. *a'*) je eine Nervenzelle sich ablöst, sich spindelförmig ausdehnt, im Plasma einen Achsencylinder ausscheidet und an den Grenzen der Myotome 1 u. 3 sich zwischen die Muskelfasern begiebt; (*V* 1, 2, 3) durchschnittene Vertebralvenen; (*S.N* 1, 2, 3) die zugehörigen drei sensiblen Nervenstämme.

Fig. 11. Derselbe Schnitt durch ein Metamer bei 520facher Vergrößerung, um bei (*a*) die Bildung des Achsencylinders in der sich vom motorischen Nerven ablösenden Nervenzelle deutlicher zu zeigen.

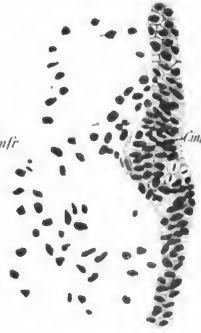
Fig. 12. *Mustelus*-Embryo. Querschnitt durch ein Spinalganglion, dessen Wurzel und das Medullarrohr, um die Geringfügigkeit der Zahl der

Digitized by Google

7.

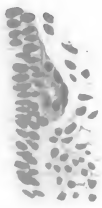
8.

9.



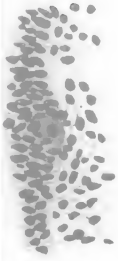
15.

16.



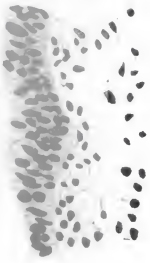
17.

20.

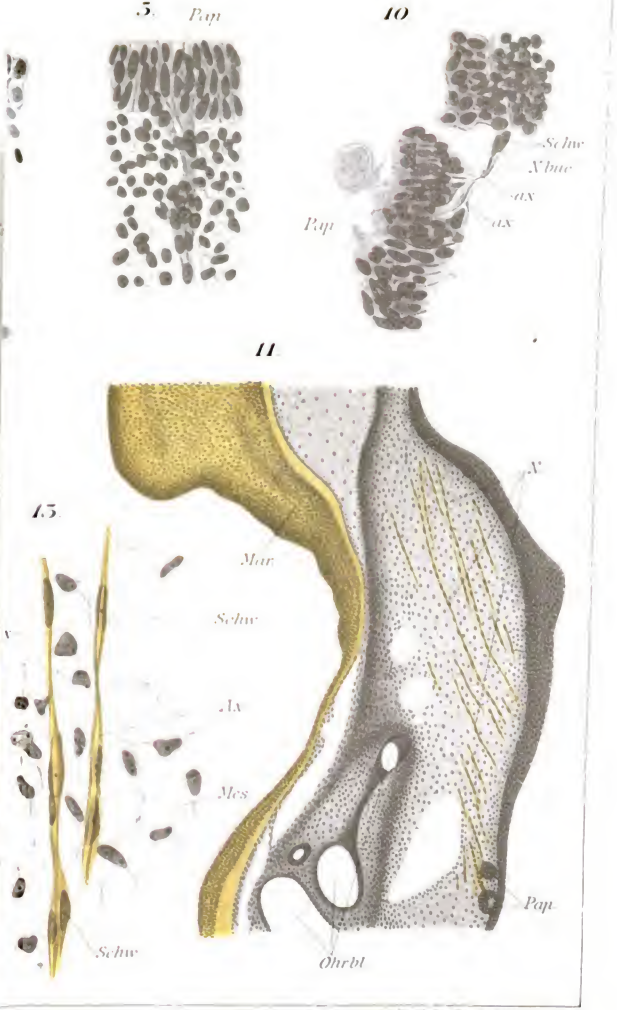


21.

22.



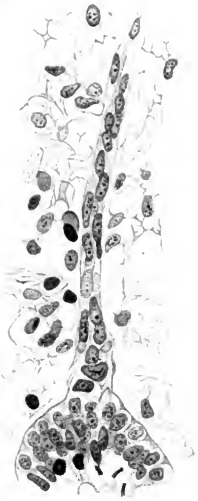
Digitized by Google



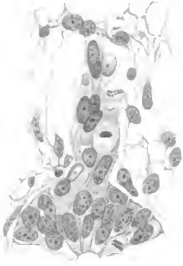
Digitized by Google

Digitized by Google

5.



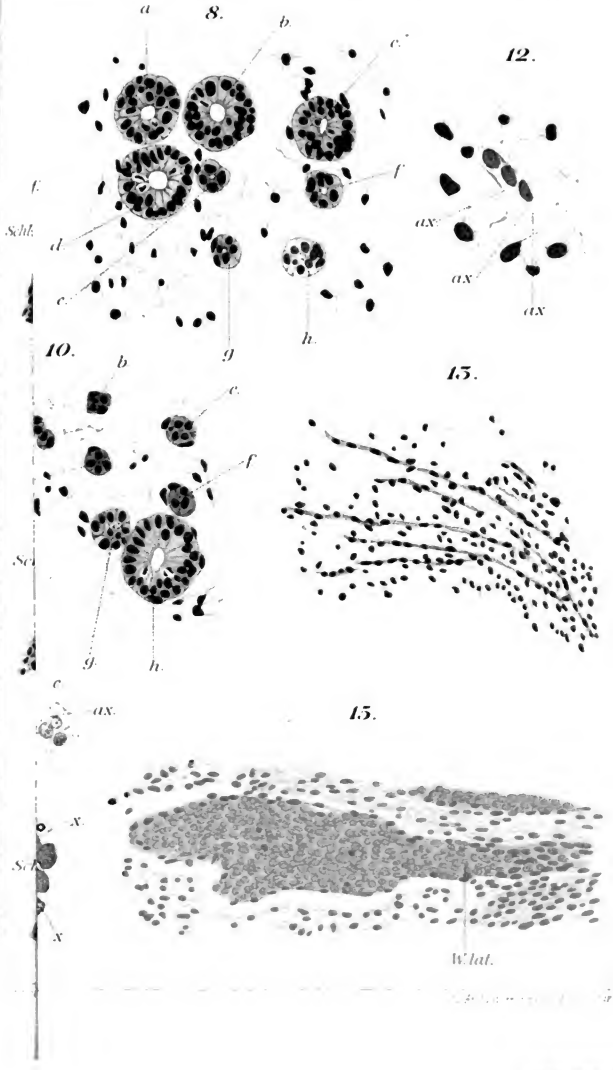
6.



11.

10.

Digitized by Google

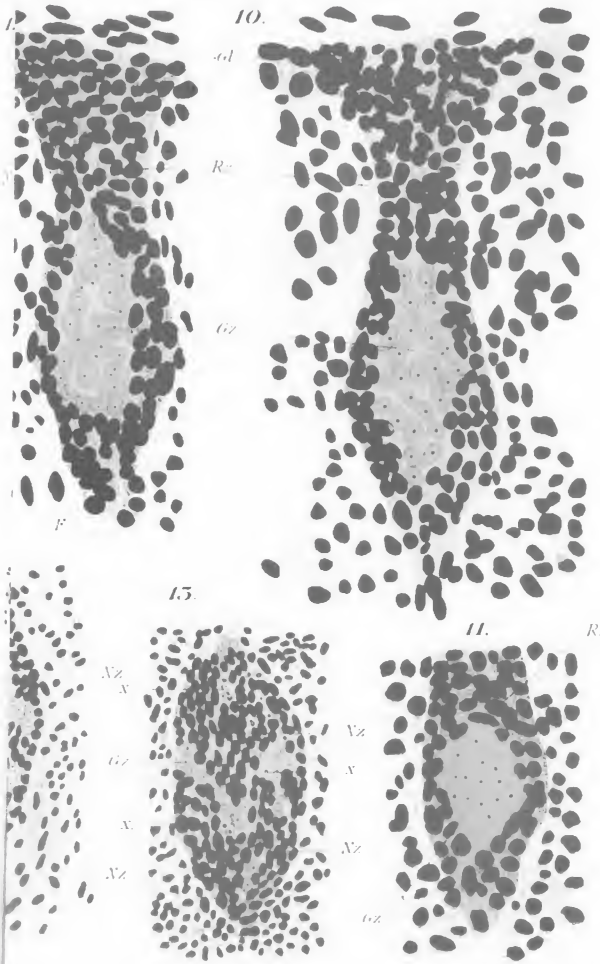


Digitized by Google

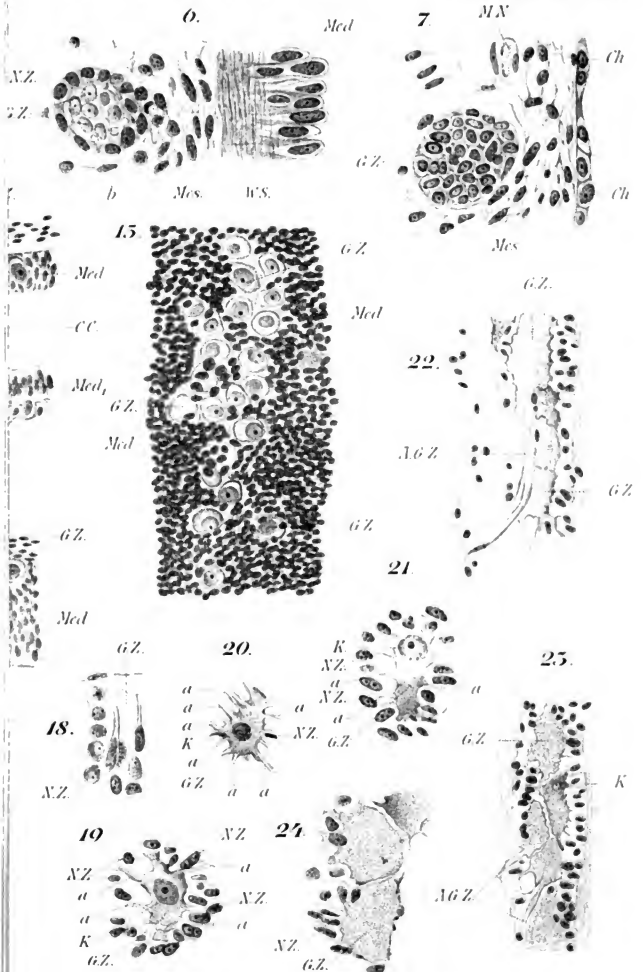
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google


6.
Med
NZ.
GZ.
b
Mes.
WS.
7.
MX
Ch
GZ.
Ch
Mes
15.
GZ.
Med
CC.
Med,
GZ.
Med
GZ.
Med
GZ.
22.
GZ.
MGZ
GZ
21.
K
NZ.
a
NZ.
a
GZ.
a
25.
GZ.
K
MGZ
20.
a
a
a
K
a
GZ
a
a
a
NZ.
18.
NZ.
19
NZ
a
a
K
GZ.
NZ.
a
NZ.
a
24.
NZ.
GZ.

Digitized by Google

Wurzelfasern (*W.F*) an der Durchtrittsstelle durch die Dura Mater im Vergleich zu der viel stärkeren Zahl der im Ganglion befindlichen und durch den Ramus dorsalis und ventralis (*R.d* u. *R.v*) austretenden peripherischen Fasern zu zeigen. (*Schw.K*) SCHWANN'sche Kerne, welche mit den Wurzelfasern in das Medullarrohr eingetreten sind und sich durch ihre längliche Gestalt deutlich von den Kernen der Nerven- und Ganglienzellen des Medullarrohres (*M.K*) unterscheiden lassen.

Fig. 13—24 bringen Abbildungen, welche erst in der nächsten Studie näher erläutert werden sollen. Eben so ist die

Tafel 23

bis zur Publication der nächsten Studie zurückgestellt worden.

Digitized by Google

Zur Kenntnis des Stoffwechsels der Fische, speciell der Selachier.

Von

Erwin Herter.

Während über die gasförmigen Ausscheidungen der Fische seit SPALLANZANI (1) verschiedene, zum Theil ausgedehnte Untersuchungen ausgeführt sind, ist über die flüssigen Excrete derselben noch nichts bekannt. Dem Studium der letzteren stehen besondere Hindernisse entgegen; einerseits bedarf es gewisser Kunstgriffe, um die Excrete in reinem Zustand zu sammeln, andererseits lassen sich nur verhältnismäßig kleine Thiere in der Gefangenschaft halten, und diese liefern nur geringe Mengen von Producten, so dass die Analyse der Bestandtheile erhebliche Schwierigkeiten bietet. Die folgenden ersten Notizen beziehen sich ausschließlich auf Selachier, welche wegen des auffallend reichen Gehaltes an Harnstoff in den Geweben (2) ein specielles physiologisches Interesse haben. Auch in technischer Hinsicht empfehlen sich die Selachier zu physiologischen Versuchen; wegen ihres ruhigen Naturells und ihrer geringen Sensibilität lässt sich bequem außerhalb des Wassers an ihnen operiren, wenn zur Unterhaltung der Respiration ein Strom von Meerwasser vermittels eines Kautschukschlauches durch die Mundhöhle geleitet wird[1]. Die Thiere, welche auf einen rings von einem niedrigen Rand umgebenen und mit einem Wasserablauf versehenen schrägen Operationstisch gelegt werden, athmen unter diesen Verhältnissen in regelmäßiger Weise; sie lassen sich so stundenlang außerhalb des Wassers halten, wenn die Temperatur der Luft nicht allzu hoch ist. Ein Narkotisiren derselben, wie es durch Eintröpfeln von wenig

[1] W. v. SCHRÖDER, Zeit. Phys. Chem. 14. Bd. pag. 581. 1890. Dieses eben so zweckmäßige wie einfache Verfahren für die künstliche Respiration der Fische ist, mündlicher Mittheilung zufolge, bereits früher von W. KÜHNE geübt worden.

Digitized by Google

Chloroform in das Wasser des Bassins leicht zu erreichen ist, erweist sich fast immer als überflüssig, auch bei feineren und länger dauernden Operationen.

Zur Beurtheilung des Stoffwechsels bietet der Urin die wichtigsten Anhaltspunkte, desshalb wurde auf die Reingewinnung desselben besondere Sorgfalt verwendet. Das Excret wurde in einem kleinen Apparat gesammelt, welcher liegen blieb, während die Thiere frei im Wasser sich bewegten. Derselbe besteht aus einer passend geformten gläsernen Canüle, welche durch einen Kautschukschlauch mit einem gläsernen Recipient verbunden ist; ein an letzterem angebrachtes Ventil lässt die durch den Urin verdrängte Luft entweichen, verhindert aber den Eintritt von Wasser. Bei größeren Thieren, z. B. bei erwachsenen Exemplaren von *Scyllium catulus*, ist die Befestigung dieses Apparates in den Harnwegen nicht schwierig, besonders bei Männchen kann man bequem die Canüle in dem Sinus urogenitalis anbringen. Bei kleineren Thieren gelingt es nicht, auf diese Art reinen Urin zu sammeln. Bei *Torpedo*[1] wurde desshalb statt des Urins die Flüssigkeit untersucht, welche meist in nicht unerheblicher Menge in der geräumigen Kloake sich vorfindet: diese Flüssigkeit, welche gelegentlich von den Thieren selbst in kräftigem Strahl ausgespritzt wird, wurde in der Regel durch gelinden Druck auf das vorher gewaschene und getrocknete Abdomen direct oder vermittels einer Canüle in ein Reagensglas entleert. In die Kloake können außer dem Urin noch Contenta des Darmcanals, Producte der Sexualorgane und vielleicht eine Absonderung der Superanaldrüse gelangen. Es wurden nur solche Portionen der Kloakenflüssigkeit zur Untersuchung genommen, welche frei von ungelösten Nahrungsresten und von Gallenfarbstoff waren, keine Beimengung von sexuellen Producten erkennen ließen und nicht alkalisch reagirten.

Der Urin der Selachier stellt eine klare, leicht tropfbare, nicht fadenziehende Flüssigkeit dar; er ist sehr schwach gelblich gefärbt. Unter normalen Verhältnissen besitzt derselbe deutlich saure Reaction. Er zeigt keine starke Tendenz zur Zersetzung: nach Infection durch die in der Luft enthaltenen Keime geht der reichlich vorhandene Harnstoff in ammoniakalische Gährung über, und es scheiden sich große Krystalle von Ammoniummagnesiumphosphat ab, meist schon ehe die Reaction alkalisch geworden ist. Die unter

[1] Die Fixirung geschah mittels einer dünnen Kautschukplatte zum Schutz gegen die elektrischen Schläge.

Digitized by Google

obigen Cautelen gesammelte Flüssigkeit aus der Kloake von *Torpedo* (*marmorata* und *ocellata*) war fast farblos und völlig klar. Sie reagirte meist entschieden sauer. Sie tropfte gewöhnlich leicht; nur gelegentlich zeigte ein schwaches Fadenziehen einen geringen Gehalt an Albuminstoff. Beim Stehen nahm dieselbe alkalische Reaction an und setzte ebenfalls Krystalle von Tripelphosphat ab. Das specifische Gewicht des Urins von *Scyllium catulus* und der Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marmorata* wurde wiederholt mittels Pyknometer bestimmt. Die folgende Tabelle giebt, bezogen auf Wasser von 4°, die für die angegebenen Temperaturen erhaltenen Werthe neben den behufs leichterer Vergleichung für die Normaltemperatur von 17,5° berechneten. Die letzteren Werthe sind im Folgenden stets gemeint, wenn keine nähere Bezeichnung gegeben ist.

Tabelle I.

Nr.	Versuchsthier	Datum	Temperatur T°	Specifisches Gewicht $\frac{T°}{4°}$	Specifisches Gewicht $\frac{17,5°}{4°}$
			Urin von *Scyllium catulus*.		
10	*Scyllium A*	29. VI	27,3°	1,0250	1,0273
11	» *A*	30. VI	27,8°	1,0271	1,0295
12	» *A*	1. VII	28,3°	1,0297	1,0323
13	» *A*	2. VII	28,7°	1,0294	1,0321
14	» *B*	4. VII	28,8°	1,0307	1,0335
15	» *B*	4. VII	28,9°	1,0327	1,0355
16	» *D*	8. VII	26,1°	1,0323	1,0343
17	» *E*	5. VII	26,7°	1,0312	1,0334
	Mittel		**27,8°**	**1,0298**	**1,0322**
			Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marmorata*.		
1	*Torpedo B*	26. VII	26,7°	1,0250	1,0272
2	» *C*	4. VIII	27,3°	1,0238	1,0261
3	» *D*	21. VIII	25,3°	1,0234	1,0252
4	» *D*	20. VIII	26,5°	1,0234	1,0255
5	» *D*	18. VIII	26,7°	1,0223	1,0244
6	» *D*	23. VIII	26,7°	1,0232	1,0253
7	» *E*	24 VIII	25,3°	1,0242	1,0260
8	» *E*	25. VIII	25,5°	1,0242	1,0260
9	Verschiedene	VIII	25,9°	1,0248	1,0267
	Mittel		**26,2°**	**1,0238**	**1,0258**

Digitized by Google

Demnach zeigt der Urin von *Scyllium* ein verhältnismäßig hohes specifisches Gewicht[1], welches nur innerhalb ziemlich enger Grenzen schwankt. Das Gewicht der Kloakenflüssigkeit von *Torpedo* stellte sich durchweg etwas niedriger als das des *Scyllium*-Urins; auffallenderweise waren die für dieselbe gefundenen Werthe noch constanter als die für den Urin bestimmten. Das Meerwasser, in welchem die Thiere gehalten wurden, hatte am 6. VIII. das specifische Gewicht 1,0282.

Die Summe der festen Bestandtheile ist bekanntlich im Urin schwierig zu bestimmen, da der Harnstoff in Gegenwart von Wasser sich schon unter 100° zu Ammoniumcarbonat zersetzt, welches sich verflüchtigt. Diese Zersetzung zu vermeiden, wurde das Eindampfen bei 75° vorgenommen; im luftverdünnten Raum, bei Durchsaugung eines trockenen Luftstroms, wurde ziemlich schnell constantes Gewicht erreicht. So wurde für Urin von *Scyllium* (Nr. 17) mit dem specifischen Gewicht 1,0334 der feste Rückstand in 1000 Gewichtstheilen zu 62,592[2] bestimmt; um den festen Rückstand aus dem specifischen Gewicht zu berechnen, muss man hier also den Werth: Sp.G.—1 mit 187,4 multipliciren. Für den menschlichen Urin ist dieser Coefficient bekanntlich größer; eine Probe desselben (Nr. 19) mit Sp.G. 1,0294 hinterließ einen Rückstand von 65,802 ‰, welcher dem Coefficient 223,8 entspricht. Der Coefficient des *Scyllium*-Urins 187,4, welchen man vielleicht für Meerfische als typisch ansehen kann, nähert sich dem des Meerwassers[3], dessen Bestandtheile in dem Urin der Meeresbewohner einen bedeutenden Procentsatz ausmachen und das relativ hohe specifische Gewicht desselben bedingen. Die anorganischen Bestandtheile betragen für den menschlichen Urin im Mittel nach den Bestimmungen verschiedener Autoren 12,85 ‰, entsprechend 24,8 % des mittleren festen Rückstandes 51,85 ‰ (5); für den Hund bei reiner Fleisch-

[1] Von *Mustelus laevis* wurde einmal etwas Urin erhalten und das specifische Gewicht zu 1,0240 bestimmt. Ob dieser Werth ein normaler ist, erscheint fraglich, da der Urin (Nr. 18) einem kranken Thier kurz vor dem Tode entnommen war.

[2] Eine andere Portion von *Scyllium*-Urin (Nr. 20, vom 6. XII.) lieferte 61,038 ‰ festen Rückstand.

[3] Nach Erman (3) enthält 1 Theil Meerwasser $0{,}036019 + 1{,}29367 \times \left(\text{Sp.G.}\ \frac{17{,}5^\circ}{17{,}5^\circ} - 1{,}0275\right)$ Theile Salz; nach Hercules Tornoe (4) erhält man den Salzgehalt des Meerwassers, wenn man das specifische Gewicht desselben $\left(\frac{17{,}5^\circ}{17{,}5^\circ}\right)$ mit $131{,}9 \pm 0{,}058$ multiplicirt.

Digitized by Google

kost fanden Bischoff und Voit (6) durchschnittlich 13,6 ‰ Asche, entsprechend nicht mehr als 12,2 % des festen Rückstandes 111,9 ‰ [1]. Dagegen ergab eine an *Scyllium*-Urin Nr. 17 vorgenommene Verbrennung 36,043 ‰ feuerbeständiger Salze; dieselben machten also hier 57,6 % des Rückstandes aus. Gegenüber den Landbewohnern hat demnach *Scyllium* als Repräsentant der Meerthiere im Verhältnis zur Gesammtmenge der festen Bestandtheile viel anorganische Salze im Urin. In der Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marmorata* bilden die Aschenbestandtheile einen noch höheren Bruchtheil des festen Rückstandes. In Flüssigkeit Nr. 8 vom Sp.G. 1,0260 fanden sich 34,542 ‰ Salze, und 36,130 ‰ in der Flüssigkeit Nr. 9 vom Sp.G. 1,0267. Für Nr. 8 wurde der feste Rückstand zu 45,415 ‰ bestimmt; die Aschenbestandtheile betragen hier demnach 76,0 % des Rückstandes. Der *Scyllium*-Urin enthält mehr unlösliche Salze als die Kloakenflüssigkeit, letztere dagegen mehr lösliche Salze als ersterer.

Die folgende Tabelle II enthält Bestimmungen einiger der wichtigsten anorganischen Substanzen des Urins von *Scyllium catulus* und der Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marmorata* (Nr. 22 resp. Nr. 9, beides Gemische verschiedener Portionen); zum Vergleich sind ferner entsprechende Zahlen für menschlichen Urin und für Meerwasser aufgenommen. Die Zahlen für die menschliche Ausscheidung sind nach G. Bunge (7) berechnet; sie betreffen einen jungen Mann,

Tabelle II.

Bestandtheile	Urin vom Menschen	Urin von *Scyllium*	Kloakenflüssigkeit von *Torpedo*	Meerwasser
	pro Liter g	pro Kilogramm g		
Calcium	0,140	0,415	0,120	0,464
Magnesium	0,106	1,416	0,478	1,421
Schwefelsäure (SO_4) . . .	3,354	5,276	1,160	3,014
Phosphorsäure (PO_4) . .	2,750	4,834	0,459	0,010
Chlor	2,283	13,543	20,239 [2]	21,142

[1] Der Urin wurde bei 100° getrocknet; nach den Verfassern (l. c.) fällt eine solche Bestimmung immer zu hoch aus, »da der Harn bei 100° nie ganz trocken zu bekommen ist«.

[2] Nicht direct bestimmt, sondern aus der Differenz berechnet; weitere Chlorbestimmungen siehe unten.

Digitized by Google

der während der zweitägigen Versuchszeit nur Rindfleisch, gebraten mit etwas Kochsalz, und Brunnenwasser zu sich nahm, geben also gute Vergleichsobjecte für die entsprechenden Werthe der carnivoren Selachier. Die Zahlen für das Meerwasser beziehen sich auf Grundwasser, in 40 m Tiefe zwischen Neapel und Capri gesammelt, und stammen von WALTHER und SCHIRLITZ (8); die Phosphorsäure, welche diese Autoren nicht bestimmten, wurde nach zwei Analysen berechnet, welche C. SCHMIDT und von BIBRA (9) an Wasser aus dem Atlantischen Meer ausführten.

Bei der Analyse einer anderen Portion von *Scyllium*-Urin (Nr. 17) wurden ähnliche Werthe erhalten; die Zahlen für Calcium und Magnesium stimmten nahe mit denen der Tabelle überein; die Menge der Schwefelsäure war kleiner, die der Phosphorsäure größer als die oben aufgeführten Werthe. Im Vergleich mit dem menschlichen Urin zeigt das Excret von *Scyllium* einen reichlichen Gehalt an diesen beiden Säuren. An Phosphorsäure enthält das Meerwasser nur eine verschwindende Quantität; die ausgeschiedene Phosphorsäure ist demnach zum größten Theil durch den Zerfall organischer Substanz entstanden, ein kleiner Theil derselben mag gelegentlich aus der Nahrung, besonders aus den Knochen der verzehrten Thiere stammen, die Versuchsthiere nahmen indessen im Aquarium keine Nahrung zu sich. Die Kloakenflüssigkeit enthält viel weniger Phosphorsäure als der Urin, aber doch immer noch weit mehr als das Seewasser.

Die Schwefelsäure des Urins, welche hauptsächlich aus den Albuminstoffen der Nahrung gebildet wird, bietet im Allgemeinen ein gutes Maß der Eiweißzersetzung im Körper; bei Meerthieren ist jedoch anzunehmen, dass ein Theil derselben aus dem umgebenden Medium stammt. Es war angezeigt, die Ausscheidung der Schwefelsäure und der übrigen Schwefelverbindungen etwas eingehender zu verfolgen. In mehreren Portionen von Urin und von Kloakenflüssigkeit wurde nicht nur die Schwefelsäure der Sulfate (A), sondern auch die mit organischen Radicalen gepaarte Ätherschwefelsäure (B) bestimmt (**10**), ferner der nach Ausfällung der gesammten Schwefelsäure (enthaltend Schwefel I) in Lösung zurückbleibende Rest des Schwefels (II). Die erhaltenen Resultate sind, wie auch sonst immer, in Gramm pro Kilogramm der Flüssigkeiten ausgedrückt.

Digitized by Google

Tabelle III.

Nr.	Specifisches Gewicht	Schwefelsäure (SO_4) A	B	Summa	Schwefel in Schwefelsäure I	in anderen Verbindungen II	Summa
			Urin von *Scyllium catulus*.				
16	1,0343	4,436	0,038	4,474	1,494	0,756	2,250
			Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marmorata*.				
4	1,0255	0,069	0,325	0,394	0,132	Spur	0,132
7	1,0260	1,228	0,313	1,541	0,514	0,150	0,664
9	1,0267			1,160	0,387	0,353	0,740
1	1,0272	2,138	0,292	2,430	0,811	0,168	0,979

Aus dieser Tabelle ergiebt sich zunächst, dass die Selachier Ätherschwefelsäuren bilden; in der untersuchten Portion von *Scyllium*-Urin waren dieselben nur in sehr geringer Quantität zugegen, so dass das Verhältnis A : B 116,7 : 1 betrug, dagegen waren dieselben in der Kloakenflüssigkeit von *Torpedo* in reichlicher und recht constanter Menge 0,292 bis 0,325 ‰ vertreten, während die Schwefelsäure der Sulfate größere Schwankungen zeigte; das Verhältnis A : B betrug hier 7,3 bis 0,2 : 1. (Für den Hund bei reiner Fleischkost [**11**] schwankt dieses Verhältnis von 37,4 bis 6,5 : 1.) Ferner wird ein beträchtlicher Theil des Schwefels in nicht oder nicht vollständig oxydirtem Zustand ausgeschieden (als Schwefel II); in obiger Urinportion betrug dieser Theil 33,6 % des Gesammtschwefels, in den Flüssigkeiten aus der Kloake 17,2 bis 47,7 %, wenn man von Flüssigkeit Nr. 4 absieht, welche nur eine Spur von Schwefel II enthielt. Die Zahlen der Tabelle zeigen, dass die Ausscheidung des Schwefels ziemlich großen Schwankungen unterliegt; diese Schwankungen betreffen sowohl die Gesammtmenge des Schwefels als auch die Vertheilung desselben auf die verschiedenen Formen der Bindung.

Die Zahlen für Calcium und Magnesium (siehe Tabelle II) sind im *Scyllium*-Urin viel höher als im menschlichen; sie stehen denen des Meerwassers nahe; die Salze der alkalischen Erden sind demnach zu den Stoffen zu rechnen, welche eben so wie die Sulfate und wohl auch die Chloride der Alkalien aus dem umgebenden Medium durch Diffusion in reichlicherer Menge aufgenommen werden, als das Bedürfnis der Thiere erfordert, und zum großen Theil scheinbar

Digitized by Google

ohne Nutzen den Organismus durchlaufen; dies gilt besonders für die Salze des Magnesium. An letzterem Metall besitzt der *Scyllium*-Urin einen sehr hohen Gehalt, nicht nur absolut, sondern auch relativ zum Calcium. Während in obigem menschlichen Urin das Verhältnis von Magnesium zu Calcium 0,8 : 1 beträgt, fand sich dasselbe in dem *Scyllium*-Urin gleich 3,4 : 1, in einer anderen Portion gleich 2,7 : 1, ähnlich wie im Meerwasser, wo es sich auf 3,1 : 1 berechnet; 4,0 : 1 ist das Verhältnis in der Kloakenflüssigkeit, in welcher die alkalischen Erden nur etwa den dritten Theil der Menge ausmachen, welche der *Scyllium*-Urin aufweist. Da indessen die Phosphorsäure auf weniger als den zehnten Theil vermindert ist, so ist in der Kloakenflüssigkeit, wie im Meerwasser, das Magnesium nicht nur als Phosphat, wie im Urin, sondern auch als Sulfat und als Chlorid enthalten[1]. Für die Flüssigkeit Nr. 9 lassen sich die Salze der alkalischen Erden folgendermaßen berechnen:

Calciumphosphat $Ca_3(PO_4)_2$	0,311 ‰
Magnesiumphosphat $Mg_3(PO_4)_2$	0,370 ‰
Magnesiumsulfat	1,450 ‰
Magnesiumchlorid	0,340 ‰

Die Summe dieser Verbindungen beträgt 2,471 ‰; der große Rest der Salze kann als aus Alkalichloriden bestehend angenommen werden; das Verhältnis von Kalium zu Natrium in denselben ergab die Analyse gleich 1 : 12,17.

Wie die Erdsalze des Meerwassers, so finden sich auch die Alkalisalze desselben, speciell die Chloride, reichlich im Urin der Selachier. Während der menschliche Urin bei ausschließlicher Fleischnahrung nach BUNGE nur 2,283 ‰ Chlor enthielt, fanden sich bei *Scyllium* 13,543 ‰. Die Kloakenflüssigkeit erwies sich noch reicher an Chloriden; die Flüssigkeit Nr. 23 von *Torpedo marmorata* enthielt 19,924 ‰, die Flüssigkeit Nr. 24 von *Torpedo ocellata* 21,025 ‰; ihr Chlorgehalt nähert sich also sehr dem des Meerwassers. Im Blutserum von letzterer Species betrug das Chlor 15,586 ‰. Für *Coluber natrix* bestimmte HOPPE-SEYLER (12) das Chlor zu 5,147 ‰. Die Säugethiere zeigen bekanntlich eine große

[1] Da in der Kloakenflüssigkeit die Erdalkalien über die Phosphorsäure überwiegen, so fällt letztere vollständig aus, wenn man die Flüssigkeit alkalisch macht; im Urin bleibt unter diesen Umständen ein beträchtlicher Theil der Phosphorsäure, an Alkalien gebunden, in Lösung. Dieses für die Säugethiere bekannte Verhalten findet sich auch bei *Scyllium*, wie es sich auch beim Frosch constatiren lässt.

Digitized by Google

Übereinstimmung in dem bei wechselnder Zufuhr von Chlornatrium sehr constanten Chlorgehalt des Blutserum; beim Menschen fand C. Schmidt (**13**) 3,565 und 3,659 ‰, beim Hund Sertoli (**12**) 3,585, beim Schwein, Pferd und Rind Bunge (**7**) 3,611, 3,750 und 3,717 ‰ Chlor [1].

L. Fredericq (**14**) zeigte, dass die Evertebraten, speciell die Crustaceen, im Salzgehalt ihres Körpers sehr abhängig sind von dem des Medium, in welchem sie leben, für die Meerfische gab er indessen an, dass ihr Blut nicht wesentlich salziger sei als das der Süßwasserfische. Zur Erklärung dieses Verhaltens nahm er an, dass die Salze, welche durch die Branchien der Evertebraten mit Leichtigkeit aus dem Wasser in das Blut diffundiren, die Branchien der Fische nicht zu durchdringen vermöchten. Gegen diese, vom Autor selbst als paradox bezeichnete Annahme spricht die Thatsache, dass die Salze des Meerwassers sich im Urin der Selachier vorfinden; dieselben können nur durch das Blut zugeführt worden sein; wenn sie hierin nicht in erheblicherer Menge sich anhäufen, so muss in regelmäßiger Weise für die Ausscheidung derselben gesorgt sein.

Unter den anorganischen Bestandtheilen der Selachierexcrete sind schließlich noch die Ammoniumsalze zu erwähnen, welche in beträchtlicher Menge zugegen sind; wird das frisch entleerte Excret in der Kälte mit Baryumhydrat versetzt, so findet sofort eine kräftige Entwicklung von Ammoniak statt.

Auf die organischen Stoffe hat sich die Untersuchung bisher kaum erstreckt. Es wurde ein hoher Gehalt an Harnstoff constatirt, wie nach dem reichlichen Vorkommen desselben in Blut und Geweben zu erwarten war. Harnsäure ließ sich aus dem Rückstand von 30 ccm Urin mittels Chlorwasserstoffsäure nicht isoliren. Kreatinin konnte mittels Nitroprussidnatrium und Natronlauge (**15**) nicht direct nachgewiesen werden; wenn überhaupt, sind diese beiden Substanzen demnach nur in geringer Menge vorhanden.

Die Kloakenflüssigkeit von *Torpedo* ist, wie eingangs angedeutet, ein Gemisch von Flüssigkeiten verschiedenen Ursprungs.

[1] G. Bunge (**7**, pag. 118) macht die interessante Bemerkung, dass der hohe Chlornatrium-Gehalt der Wirbelthiere des Festlandes und unser Bedürfnis nach einem Kochsalzzusatz zur Nahrung eine befriedigende Erklärung nur finde in der Descendenzlehre. Er sieht in dem hohen Kochsalzgehalt unserer Gewebe ein Erbstück aus der Zeit, da die Vorfahren der jetzigen Landwirbelthiere noch im Meere lebten, und einen Beweis mehr für den genealogischen Zusammenhang, welchen anzunehmen wir durch die morphologischen Thatsachen gezwungen werden.

Digitized by Google

Ohne Zweifel enthält dieselbe den Urin, welcher sich in die Kloake ergießt, und die nicht resorbirten Reste des Darminhalts. Diese Reste stammen zum Theil aus den Ingestis, sowohl aus der Nahrung als aus dem Meerwasser, welches manchmal in beträchtlichen Quantitäten verschluckt wird, zum Theil aus den Secreten, Magensaft, Pankreassaft, Galle. Der hohe Chlorgehalt kommt aus dem Meerwasser und aus dem Magensaft, dessen Acidität nach RICHET (**16**) bei *Scyllium catulus* 6,9 bis 12,9‰ freier Chlorwasserstoffsäure entspricht. Auffallend ist die oft sehr entschieden saure Reaction, welche nicht aus dem Magen herrühren kann, da der Chymus im Mitteldarm durch die alkalischen Darmsecrete übersättigt wird. Die saure Reaction des Urins genügt schwerlich, den Darminhalt aufs Neue anzusäuern. Die Acidität des Kloakeninhalts mag zum Schutz gegen das Eindringen von Bacterien und anderen Parasiten dienen, wie auch die Magensäure nicht nur bei der Verdauung thätig ist, sondern auch antiseptische und antiparasitäre Wirkung hat[1].

Diese Untersuchungen werden fortgesetzt, um weitere Anhaltspunkte zur Kenntnis des Stoffwechsels der Fische zu gewinnen. Zu einer Übersicht über denselben genügt es nicht, die durch die Nieren erfolgende Ausscheidung zu verfolgen, es müssen auch der Darm, die Kiemen und, bei Fischen mit Abdominalporen, auch das Peritoneum berücksichtigt werden. Der Darm entleert nicht nur die unverdauten Reste der Nahrung, sondern außer anderen Secretresten auch die ziemlich reichlich secernirte Galle, so weit deren Bestandtheile nicht im Darmcanal wieder resorbirt werden. Die Kiemen scheiden nicht nur gasförmige Kohlensäure aus, sondern, wie P. REGNARD (**17**) zeigte, auch Salze, speciell Carbonate; wahrscheinlich werden auch andere leicht diffusibele Stoffe auf diesem Wege aus dem Blute austreten. Ein weiterer, bisher noch nicht beachteter Weg der Ausscheidung geht durch das Peritoneum. In der Bauchhöhle der Selachier findet sich in wechselnder, manchmal bedeutender Menge eine Flüssigkeit, in welcher STAEDELER und FRERICHS sowie auch WURTZ (**18**) und RABUTEAU und F. PAPILLON (**18**) viel Harnstoff fanden; nach

[1] Versuche, durch Ausschluss des Darminhaltes von der Kloake weitere Aufklärung zu gewinnen, hatten kein günstiges Resultat. Als die Kloake vom Darm abgebunden wurde, der durch einen künstlichen After einen neuen Ausweg erhielt, trat eine Entzündung der Kloakenschleimhaut ein, und es entleerte sich eine alkalische, stark eiweißhaltige, manchmal blutige Flüssigkeit mit den Eigenschaften eines Exsudats. Der Chlorgehalt derselben betrug 15,245‰ (*Torpedo marmorata* Nr. 25) resp. 11,431‰ (*Torpedo ocellata* Nr. 26).

Digitized by Google

Letzteren kommt daneben ein Methylamin liefernder Körper vor, den sie für einen substituirten Harnstoff halten. Durch die Abdominalporen tritt diese Flüssigkeit nach außen, besonders bei Körperbewegungen in Folge Contraction der Bauchmuskulatur. Um die Flüssigkeit bei den lebenden Thieren zu sammeln, wurden in den Abdominalporen Canülen mit Recipienten befestigt, wie die zur Sammlung des Urins (siehe oben) angewendeten. Die Quantitäten, welche auf diese Weise gewonnen wurden, waren sehr wechselnd, bei *Torpedo* im Allgemeinen bedeutender als bei *Scyllium*. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um die Bedeutung der Abdominalflüssigkeit für die Ausscheidung im Körper producirter oder aus dem Wasser aufgenommener Stoffe aufzuklären.

Neapel, im September 1891.

Analytische Beläge.

Bestimmungen des specifischen Gewichts. Pyknometer E 11,1502 g, Wassergehalt bei 26,9° 1,1088 g. Pyknometer K 1,9895 g, Wassergehalt bei 23,7° 0,8722 g, bei 26,7° 0,8715 g. Pyknometer S 3,6433 g, Wassergehalt bei 25,7° 6,2920 g, bei 26,1° 6,2915 g.

Nr.	Pyknometer	Temperatur	Gewicht der Kloakenflüssigkeit
1	S	26,7°	6,4693 g
2	S	27,3°	6,4613 g
3	K	25,3°	0,8949 g
4	S	26,5°	6,4589 g
5	K	26,7°	0,8739 g
6	S	26,7°	6,4576 g
7	S	25,3°	6,4645 g
8	S	25,5°	6,4640 g
9	S	25,9°	6,4676 g
			Gewicht des Urins.
10	E	27,3°	1,1404 g
11	E	27,8°	1,1427 g
12	S	28,3°	6,4986 g
13	S	28,7°	6,4969 g
14	S	28,8°	6,5053 g
15	S	28,9°	6,5180 g
16	S	26,1°	6,5152 g
17	E	26,7°	1,1473 g
18[1]	E	26,7°	1,1229 g
19	S	26,6°	6,4827 g

[1] Der Urin war zur Bestimmung des specifischen Gewichts mit dem gleichen Volum Wasser verdünnt worden.

Digitized by Google

Meerwasser vom 6. VIII. 1891 wog im Pyknometer S bei 25,5°: 6,4776 g.

Fester Rückstand bei 75° und Asche: 5,1828 g Urin von *Scyllium cat.* Nr. 17 hinterließen 0,3244 g Rückstand und 0,1868 g Asche. 4,4350 g *Scyllium*-Urin Nr. 20 hinterließen 0,2707 g Rückstand. 6,9740 g menschlicher Urin Nr. 19 hinterließen 0,4589 g Rückstand. 5,0402 g Kloakenflüssigkeit Nr. 8 von *Torpedo marm.* hinterließen 0,2289 g Rückstand und 0,1741 g Asche. 7,8189 g Flüssigkeit Nr. 9 hinterließ 0,2825 g Asche.

Analyse des Urins von *Scyllium cat.* Nr. 22: Mehrere Portionen von nicht ganz frischem Urin, welche beim Stehen Tripelphosphat abgesetzt hatten, wurden mit Essigsäure behandelt, um die Absätze zu lösen, und dann vereinigt. 9,9330 g der Lösung hinterließen 0,3423 g Asche; aus der Differenz zwischen diesem Aschengehalt und dem von Nr. 17 wurde das Gewicht des frischen Urins berechnet. In der essigsauren Lösung der Asche wurde das Calcium als Oxalat gefällt und als Sulfat gewogen 0,0134 g, im Filtrat das Magnesium bestimmt als Pyrophosphat 0,0622 g. Eine andere Portion der Lösung von 10,0004 g, mit Salzsäure und Baryumchlorid behandelt, lieferte 0,1225 g Baryumsulfat, das Filtrat 0,0540 g Magnesiumpyrophosphat zur Bestimmung der Phosphorsäure.

Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marm.* Nr. 9: 7,8199 g gaben 0,2825 g Asche, darin Calcium, als Oxalat gefällt und als Sulfat gewogen 0,0032 g; im Filtrat das Magnesium bestimmt als Magnesiumpyrophosphat 0,0173 g. Von den Alkalichloriden ging ein Theil verloren: 0,1983 g derselben lieferten 0,0367 g Kaliumplatinchlorid, bei 130° getrocknet. 7,2802 g Flüssigkeit mit Chlorwasserstoff behandelt lieferten 0,0205 g Baryumsulfat, das Filtrat 0,0039 g Magnesiumpyrophosphat zur Bestimmung der Phosphorsäure. 5,5749 g Flüssigkeit mit Kali und Salpeter geschmolzen lieferten 0,0300 g Baryumsulfat.

Bestimmung der Schwefelverbindungen: 12,0667 g Urin Nr. 16 lieferten aus essigsaurer Lösung 0,1300 g Baryumsulfat, das Filtrat mit Chlorwasserstoff behandelt 0,0011 g, das Filtrat mit Soda und Salpeter geschmolzen 0,0664 g Baryumsulfat. 4,8073 g Kloakenflüssigkeit Nr. 4 lieferten aus essigsaurer und aus salzsaurer Lösung 0,0008 resp. 0,0038 g Baryumsulfat, das Filtrat geschmolzen setzte nur noch Spuren von Baryumsulfat ab. 8,5515 g Flüssigkeit Nr. 7 lieferten 0,0255 g, 0,0065 g und 0,0093 g Baryumsulfat. 6,8780 g Flüssigkeit Nr. 1 gaben 0,0357 g, 0,0049 g und 0,0084 g Baryumsulfat. Die Bestimmung des Chlor geschah durch Titrirung nach

Digitized by Google

Mohr in der mit Salpeter und Soda veraschten Substanz. 10 ccm der Silbernitratlösung lieferten 0,1420 g Silberchlorid. 2,4815 g der Lösung von Urin Nr. 22 erforderten 9,15 ccm Silberlösung. Kloakenflüssigkeit von *Torpedo marm.*: 1,8365 g von Nr. 23 erforderten 10,42 ccm Silberlösung, 4,3765 g von Nr. 25 erforderten 19,0 ccm. Flüssigkeit von *Torpedo ocell.*: 0,6831 g von Nr. 24 zerlegten 4,09 ccm Silberlösung, 2,2776 g von Nr. 26 zerlegten 9,36 ccm. 2,8163 g Blutserum von *Torpedo ocell.* N. 27 zerlegten 12,5 ccm Silberlösung.

Litteraturverzeichnis.

1. Sennebier, Rapport de l'air avec les êtres organisés, **1**, 130.
2. Staedeler & Frerichs, Journ. Prakt. Chem. **73**, 48, 1858; Staedeler, ibid., **76**, 58, 1859; C. F. W. Krukenberg, Centralbl. Med. Wiss. 1887 Nr. 25; Ann. Mus. H. N. Marseille, Zoologie, **3**, Mém. Nr. 3, 1888; W. v. Schroeder, Zeit. Phys. Chem. **14**, 578, 1890.
3. Erman, Poggendorff's Ann. **101**, 577, 1857.
4. Hercules Tornoe, Norwegia nnorthatlantic expedition 1876—78, Christiania, 1880, pag. 58.
5. Jac. Moleschott, Physiologie der Nahrungsmittel, 2. Aufl., Gießen, 1859, Zahlenbelege, pag. 48.
6. Th. L. W. Bischoff & Carl Voit, Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, Leipzig & Heidelberg, 1860, pag. 299.
7. G. Bunge, Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie, Leipzig, 1887. pag. 311, 218.
8. J. Walther & P. Schirlitz, Studien zur Geologie des Golfes von Neapel, Zeit. D. Geol. Ges. **38**, 235, 1886.
9. C. Schmidt & von Bibra, Bull. Acad. Pétersbourg **24**, 232, 1877.
10. E. Baumann, Zeit. Phys. Chem. **1**, 71, 1877.
11. E. Baumann & E. Herter, Zeit. Phys. Chem. **1**, 246, 1877.
12. F. Hoppe-Seyler, Medicinisch-chemische Untersuchungen, pag. 395, 353.
13. C. Schmidt, Charakteristik der epidemischen Cholera. Leipzig & Mitau, 1850, pag. 29, 32.
14. L. Fredericq, La lutte pour l'existence chez les animaux marins, Paris, 1889, pag. 36; Livre jubilaire de la soc. de méd. de Gand, 1884, pag. 9.
15. Th. Weyl, Ber. D. Chem. Ges. **11**, 2175.
16. Ch. Richet, Du sac gastrique chez l'homme et les animaux, Paris 1878; Journ. Anat. Phys. Paris **14**, 170; Compt. Rend. **86**, 676.
17. P. Regnard, C. R. Soc. Biol. Paris 1884, 188.
18. Rabuteau & F. Papillon, Compt. Rend. **77**, 135, 1873.

Digitized by Google

Contractile und leitende Primitivfibrillen.

Von

Prof. Dr. St. Apáthy

in Kolozsvár.

Mit Tafel 24.

Einige Thatsachen möchte ich mittheilen, welche, wie ich glaube, geeignet sind, zu beweisen, dass man bisher, obwohl man meist die Existenz von Primitivfibrillen auch in den Nervenfasern zugegeben hat, die eigentlichen Primitivfibrillen weder in ihnen noch in den glatten Muskelfasern erkannt hat. Für die leitenden und contractilen Primitivfibrillen hat man immer die zwischen den Primitivfibrillen befindlichen und mit interfibrillärer Substanz gefüllten Zwischenräume angesehen und demonstrirt. Die Primitivfibrillen selbst hat man übersehen, weil sie bei den üblichen Tinctionen ungefärbt bleiben und, in stark lichtbrechenden Medien bei gewöhnlichem Licht untersucht, auch durch ihre eigene Lichtbrechung nur wenig sichtbar werden. Besonders von den leitenden Primitivfibrillen kann man auf Schnitten und in Balsam oder concentrirtem Glycerin nur ausnahmsweise positive Bilder bekommen; meistens fällt nur das auf, was sich zwischen ihnen und um sie herum befindet, d. h. die interfibrilläre und perifibrilläre Substanz. Diese ist es, welche am leichtesten tingirt werden kann und auch ohne Tinction ins Auge fällt, weil sie das Licht bedeutend schwächer und in anderer Weise als die Primitivfibrillen bricht. Also: die Primitivfibrillen der glatten Muskelfasern und der Nervenfasern waren bisher, so zu sagen, bloß durch ihr Negativ bekannt, und man kannte bloß die fibrilläre Structur, nicht die Primitivfibrillen selbst.

Bei den Nervenfasern — wenigstens der Hirudineen — ist das Positiv der Primitivfibrillen in erster Linie durch ein von mir angewandtes, sehr einfaches Vergoldungsverfahren sichtbar zu

Digitized by Google

machen. Hat man den richtigen Grad der Goldtinction, eine sehr starke Tinction — nach meiner Ansicht keine Imprägnirung durch niedergeschlagenes Metall — erreicht, so erscheinen die Primitivfibrillen dunkelviolett, beinahe schwarz, wogegen die interfibrilläre Substanz, resp. der Mantel, welcher einzelne losgelöste Primitivfibrillen, wie Wachs den leitenden Kupferdraht, umgiebt, blass hortensiaroth ist. Bei den Muskelfasern hingegen bleiben die Primitivfibrillen in Goldchlorid beinahe ungefärbt, wenn die Zwischensubstanz schon eine sehr dunkelrothe Farbe angenommen hat. Übrigens muss man, um die Primitivfibrillen positiv sehen zu können, nach gewissen Methoden macerirte Muskel- resp. Nervenfasern in verdünntem Glycerin, Wasser oder, wenn es aus anderen Gründen zulässig ist, am besten in Methylalkohol, ungefärbt untersuchen. Es lassen sich einzelne, besonders leitende Primitivfibrillen auch ganz isoliren, oder sie stehen wenigstens an den Rissenden einzeln hervor und können in den Nerv oder in die Muskelfaser hinein weiter verfolgt werden. Sie werden von dunklen Reflexlinien begleitet, wie ein Glasstäbchen im Wasser, und haben nebst stärkerer Lichtbrechung einen eigenthümlichen Glanz, ja sogar eigene, obwohl sehr geringe Farbe.

Die in dieser Weise, bei gedämpftem Lichte — ohne Abbe'schen Apparat, mit tief gestelltem Spiegel und engem Diaphragma — untersuchte contractile und leitende Substanz erscheint im optischen Längsschnitt aus alternirenden dunklen (schwarzen oder grauen) Linien und lichten glänzenden Streifen zusammengesetzt, welche mit einander und der Längsachse der Muskel- resp. Nervenfaser parallel verlaufen. Liegt die Muskelfaser gestreckt und die Nervenfaser gedehnt (nicht nur gestreckt) vor uns, so sind die genannten dunklen Linien so regelmäßig gerade, als wären sie mit dem Lineal gezogen; auch ihre Abstände sind in der contractilen Substanz der glatten Faser immer, in der leitenden Substanz nicht selten ganz gleich.

Sind die Muskelfasern nicht gestreckt, sondern gekrümmt, zusammengedrückt oder passiv contrahirt — falls nämlich die Bindesubstanz, in welcher sie eingebettet sind, elastischer ist und sich (schon vor dem Macceriren) stärker contrahirt hatte als die Muskelfasern selbst — so verlaufen die Linien in der contractilen Substanz wellig. Auch diese Wellen sind oft ganz regelmäßig und bewirken so eine ganz überraschende Querstreifung der glatten Muskelfaser, worauf ich noch zurückkommen werde.

Sind die Nervenfasern nicht gedehnt, sondern nur gestreckt,

Digitized by Google

so verlaufen die genannten Linien beinahe immer wellig, meist in sehr kurzen Wellen. In den Nerven vom röhrenförmigen Typus mit dünner Wand aus leitender Substanz bewirkt dieser wellige Verlauf, welcher hier sehr regelmäßig sein kann, auch eine Querstreifung der Wand, d. h. eine Querfaltung. In den Nerven vom bündelförmigen Typus correspondiren die Wellenlinien viel seltener in dieser Weise mit einander, so dass man auf den ersten Blick gelegentlich nur ein Durcheinander von längeren oder kürzeren Streifen sieht. Ist noch dazu die Nervenfaser passiv verkürzt oder gekrümmt, so kann man über ihre Structur nur sehr schwer, auf dünnen Schnitten gar nicht ins Klare kommen.

Die dunklen Linien entsprechen den interfibrillären Räumen, die hellen, glänzenden Streifen den Primitivfibrillen. Letztere sind das eigentlich Körperliche sowohl in der contractilen, als auch in der leitenden Substanz; und sie sind es, welche an den Rissenden, nicht selten ziemlich lang, gerade oder gekrümmt, hervorragen und sich auch isoliren lassen. Losgelöst bilden sie die schon erwähnten glasartigen Stäbchen resp. (z. B. in den Muskelfasern der Hirudineen) Leistchen, welche oft ziemlich lange Strecken der Primitivfibrille darstellen.

Die dunklen Linien verdanken dieses Aussehen einerseits der schwachen Lichtbrechung der Interfibrillärsubstanz, welche die glänzenden Primitivfibrillen von einander trennt, andererseits der starken Lichtbrechung der Primitivfibrillen selbst, welche von dunklen Reflexlinien begleitet werden.

Die Interfibrillärsubstanz lässt sich durch Carmin, Hämatoxylin und mehrere Anilinfarbstoffe stark tingiren, wogegen die Primitivfibrillen entweder ganz ungefärbt oder wenigstens viel heller bleiben. Die Behandlung mit Methylenblau nach Ehrlich und nachherige Fixirung in Ammoniumpicrat verleiht den Primitivfibrillen der leitenden Substanz dieselbe violette Farbe, wie jenem Theile der Interfibrillärsubstanz, welcher die Primitivfibrillen unmittelbar umgiebt und einzelne Primitivfibrillen in den Endverzweigungen als Mantel begleitet, d. h. der Perifibrillärsubstanz[1].

[1] Noch stärker färben sich gewisse Körnchen in der perifibrillären Substanz, und eben so die fett- oder chitinartigen Körnchen in allen bindegewebigen und epithelartigen Zellen, ja sogar in der protoplasmatischen Achse und in der Interfibrillärsubstanz der Muskelfasern, wenigstens bei Hirudineen. Daher ist eine sehr vorsichtige Beurtheilung der durch Methylenblau zu erzielenden Färbungen dringend zu empfehlen.

Digitized by Google

Eben so vermögen die meisten Vergoldungsverfahren, welche die Endästchen der Nerven wohl sehr gut verfolgen lassen, das leitende Primitivfibrillum von der perifibrillären Hülle nicht zu differenziren. Eine Vergoldung ist nur dann vollkommen gelungen zu nennen, wenn die Primitivfibrille, welche ihren eigenthümlichen Glanz auch dann nicht verliert, sehr dunkelviolett, die peri- oder interfibrilläre Substanz dagegen viel blasser, hortensiaroth, erscheint. Ich erinnere mich aber nicht, diese Differenzirung in den Nervenenden bei anderen Autoren schon abgebildet gesehen zu haben[1].

Da die leitende Primitivfibrille bei den meisten üblichen Tinctionen ganz oder beinahe farblos bleibt und so ihre Existenz, wenn man in stark lichtbrechenden Medien untersucht, dem Beobachter entgeht, wogegen die intensiv gefärbte Perifibrillärsubstanz geradezu ins Auge sticht, so ist es nicht zu verwundern, dass die leitende Primitivfibrille, von ihrem Mantel umgeben, auf manche Forscher den Eindruck einer Röhre gemacht hat. In dieser Weise entstehen die NANSEN'schen Primitivtuben; der Querschnitt des Nerven kann nämlich im Innern kleine Kreise, der Längsschnitt diesen entsprechende parallele Linien zeigen. Und eine Summe von Röhrchen kann in der Schnittserie unter dem Mikroskop wirklich nicht anders aussehen; nur ist der vermeintliche flüssige Inhalt der Röhre, das vermeintliche Hyaloplasma, im Gegentheil das Solide, das isolirbare Fibrillum selbst; also ist wirklich das Innere der vorgetäuschten Röhre die leitende Substanz, ein Draht, welcher ununterbrochen von der Ganglienzelle bis zur innervirten Zelle reicht; das was als Wand der Röhre aussieht — die inter- oder perifibrilläre Substanz — ist auch wirklich nicht das Leitende (Fig. 11).

Da nun weiter die dunklen Linien in den Nerven und auch in den Muskelfasern einmal der Eindruck von interfibrillären Zwischenräumen sind, so sind diese mit einander — um die Primitivfibrillen, die vermeintlichen Zwischenräume, herum — eo ipso in Communication, welche nicht überall im gleichen Grade sichtbar sein

[1] Auch Methylenblau ist nach dem Verfahren von EHRLICH, DOGIEL, RETZIUS u. A., wie erwähnt, nicht im Stande die Primitivfibrillen zu differenziren. In neuester Zeit habe ich eine Methylentinction (nicht Imprägnirung intra vitam) ausfindig gemacht, welche nicht nur sehr dauerhafte (gelungene Präparate sind nach 5 Monaten nur noch schöner geworden) und überhaupt bei Weitem reinere Bilder als die bisherigen Methoden liefert, sondern auch so regulirt werden kann, dass einzig und allein die absolut nicht varicösen leitenden Primitivfibrillen tingirt bleiben, eine beinahe unglaubliche Schärfe erlangen und die dickeren von ihnen sogar ihre Elementarfibrillen deutlich erkennen und weit verfolgen lassen.

Digitized by Google

muss; und so können die dunklen Linien, die Primitivfibrillen von Bütschli, in querer, ja sogar verschiedener Richtung mit einander verbunden sein. Der coagulirte Inhalt dieser thatsächlichen Zwischenräume kann aber auch in Form von regellos verfilzten Fäserchen erscheinen, und Rohde hat vollkommen Recht, dass diese Fäserchen, deren Zahl in seinen Zeichnungen durch gewaltige Myelinformationen vermehrt ist, nicht das Leitende der Nerven sind. Die Leitung besorgen eben die Primitivfibrillen, welche er nicht gesehen hat.

Die leitenden Primitivfibrillen selbst, wie sie sich an meinen Goldchlorid- und Macerationspräparaten darthun, sind nie varicös, sondern, obwohl sie ja beinahe immer wellig verlaufen, ganz glatt (Fig. 8 *A*). Die Varicosität wird immer durch die Zwischensubstanz des Nervenästchens, resp. durch den Mantel des Endästchens verursacht. Diese Kitt- oder Hüllsubstanz, welche auch das Myelin enthält, ist nicht immer gleichmäßig in der ganzen Länge der Fibrille vertheilt. Ihre Vertheilung hängt vom Dehnungszustande des Nerven ab. Sehr dünne Nervenästchen sind, wenn sie ungestreckt, ja sogar passiv verkürzt vor uns liegen, auffallend varicös; ganz glatt dagegen, wenn sie gedehnt sind. Eine Varicosität kann aber auch durch blasige Quellung entstehen: die Fibrillen selbst erfahren keine unregelmäßige Quellung; um so mehr die Inter- resp. Perifibrillärsubstanz, und diese bildet dann die Varices. Diese Art der Varicosität ist an Methylenblaupräparaten besonders auffällig. Meine Macerationsmethode löst die Zwischensubstanz auf, es bleiben höchstens geringe Coagulationsfäserchen übrig, welche hie und da an den glatten Primitivfibrillen kleben können, sich aber von diesen schon durch ihre Blässe deutlich abheben (Fig. 8 *Bb*).

Endlich seien noch die optischen Eigenschaften der Primitivfibrillen erwähnt. Was die contractile Substanz betrifft, so erscheinen die beschriebenen hellen Streifen des optischen oder wirklichen Längsschnittes auch zwischen gekreuzten Nicols hell und glänzend, besonders an frischen Präparaten; die dunklen Linien bleiben auch dunkel, von welcher Richtung man sie auch betrachten mag. Die hellen Streifen, oder die losmacerirten Stäbchen oder Leistchen, welche sich in erstere fortsetzen, erweisen sich als positiv einachsig doppeltbrechend, was bekanntlich die charakteristische Eigenschaft der contractilen Tagmen (der Inotagmen) ist. Die dunklen Linien können also schon aus diesem Grunde nicht den contractilen Primitivfibrillen entsprechen. Stehen die Primitivfibrillen senkrecht zum Gesichtsfelde, so sind sie bei gewöhnlichem

Digitized by Google

Lichte zwar glänzend, bei gekreuzten Nicols aber dunkel. Bei gekreuzten Nicols sind sie dann am hellsten, wenn sie parallel zum Gesichtsfelde liegen. Verlaufen sie wellig und sind die Wellen senkrecht auf das Gesichtsfeld gerichtet, so erscheinen die Fibrillen aus hellen und dunklen Strecken zusammengesetzt, als ob sie, wie man es von den Muskelsäulchen der quergestreiften Muskelfasern annimmt, aus alternirenden isotropen und anisotropen Partien beständen. So kann z. B. eine glatte Muskelfaser der Hirudineen ganz die optischen Eigenschaften quergestreifter zeigen; denn auch bei gewöhnlichem Lichte können in ihr helle und dunkle Querstreifen sehr regelmäßig alterniren. Ich will mich hier auf diesen Gegenstand nicht weiter einlassen, so viel möchte ich aber schon bei dieser Gelegenheit mittheilen, dass triftige Gründe für die Annahme vorliegen, dass eine Querstreifung der sogenannten quergestreiften Muskelfasern zwar durch drei verschiedene Ursachen hervorgerufen werden kann, die eigentlich charakteristische aber durch den welligen Verlauf der Elementarfibrillen innerhalb der Muskelsäulchen bedingt wird; die Elementarfibrillen (s. unten pag. 365) selber sind auch hier in ihrer ganzen Länge eben so beschaffen, wie die der glatten Fasern. Der ganze Unterschied beschränkt sich in dieser Hinsicht darauf, dass die Elementarfibrillen der glatten Muskelfasern normal in gerader Linie parallel mit der Längsachse, diejenigen der quergestreiften normalerweise in regelmäßigen Wellenlinien verlaufen. Durch Contraction werden die Wellen verkürzt, in der ruhenden Faser sind sie verlängert; durch Dehnung über das normal Mögliche hinaus, ja sogar innerhalb des normal Möglichen, können sich die Wellen so verlängern, dass die Elementarfibrillen ganz gerade werden, und die früher quergestreifte Faser ganz den Eindruck einer glatten macht. Abwechselnde Verdickungen und Einschnürungen der Muskelsäulchen, wie sie Haycraft (in: Zeit. Biol. 28. Bd. 1891 pag. 105 ff.) zu seiner neuen Erklärung der Querstreifung nothwendig hat, sind nach meiner Ansicht, wo sie vorkommen, Kunstproducte. Die thatsächliche Unebenheit der Oberfläche der Faser selbst lässt sich in anderer Weise erklären, nämlich durch die zweite Art der Querstreifung, welche auf dem welligen Verlauf der Muskelsäulchen in ihrem Ganzen beruht, oder durch die dritte, welche durch Querfaltung des Sarcolemmas, resp. durch überwiegende Zusammenziehung der die Muskelfasern zusammenhaltenden Grundsubstanz des Gewebes entsteht.

Digitized by Google

Die leitende Substanz verleiht den Nervenfasern, vielleicht allen, seien sie von Wirbelthieren, seien sie von Wirbellosen, wie ich es bereits gezeigt habe und Ambronn bestätigt hat, eine doppelte Lichtbrechung. Diese hat neuerdings Ambronn als in Bezug auf die Längsachse negativ einachsig bestimmt. Losgelöste oder an den Rissenden hervorstehende, leitende Primitivfibrillen, wie ich sie besonders von Hirudineen darstellen konnte, zeigen aber in Bezug auf die Längsachse eine deutliche positiv einachsige doppelte Lichtbrechung, wie die contractilen Primitivfibrillen, nur bedeutend schwächer, wenigstens bei den Hirudineen. Extrahirt man die Nerven in Äther-Alkohol, so verschwindet die negative Lichtbrechung; die Interfibrillärsubstanz, d. h. die tingirbare Partie, verhält sich dann optisch neutral, wogegen die Primitivfibrillen selbst die positive Lichtbrechung zu Tage treten lassen. Die negative Lichtbrechung des Nerven wird also durch das Myelin, die positive hingegen durch die Primitivfibrillen, das eigentlich Leitende, verursacht. Das Myelin ist in den sogenannten marklosen Nervenfasern, so lange sie leben, in der interfibrillären Substanz gleichmäßig vertheilt; nach dem Absterben fließt es innerhalb der leitenden Substanz zu kleinen Tröpfchen zusammen oder bildet daselbst kleine Bläschen, Röhrchen, Kolben etc.; an den Schnitt-, resp. Rissenden quillt es aber in Form der bekannten Myelinformationen hervor. Überwiegen die optischen Eigenschaften des Myelins, so ist der Nerv negativ, überwiegen die der leitenden Primitivfibrillen, so ist er positiv doppeltbrechend, wodurch die Befunde Ambronn's, was das Wechseln der optischen Eigenschaften betrifft, erklärt werden. Die positive Doppelbrechung fand ich aber nie so auffallend, wie die entsprechende negative.

Meine Untersuchungen über die contractile und leitende Substanz erstrecken sich zwar auf sehr verschiedene Wirbelthiere und Wirbellose; das im Vorhergehenden Mitgetheilte fand ich zwar im Wesentlichen überall bestätigt: ich habe jedoch die erwähnte Vergoldungs- und Macerationsmethode, nach welcher ich die am meisten beweisenden Nervenpräparate erhielt, erst bei den Hirudineen vollkommen auszuproben Gelegenheit gehabt[1]. Specielleres könnte ich also vorläufig nur über diese Gruppe mittheilen. Für die Muskelfasern habe

[1] Dasselbe kann ich von der oben erwähnten Methylenblautinction sagen, welche aber auch bei *Lumbricus*, *Astacus* und *Unio* sehr schöne Resultate geliefert hat.

Digitized by Google

ich es gegen BÜTSCHLI bereits gethan; und auf die Nervenfasern will ich mich auch diesmal nicht tiefer einlassen. Ich habe Einiges von meinen Präparaten in den beigegebenen Figuren (Fig. 6—11) abzubilden versucht und beschränke mich darauf, dieselben zu erklären. Die Präparate selbst stehen Jedem zur Verfügung, der sich von den vorgelegten Thatsachen mit eigenen Augen überzeugen will.

Da aber ohne die Kenntnis meiner histologischen Parallele zwischen Nervenzellen und Muskelzellen weder das Vorhergehende hinreichend gewürdigt, noch das Folgende richtig verstanden werden kann, so verweise ich auf meine früheren Mittheilungen[1] und fasse das Wesentlichste davon in einigen apodiktischen Sätzen kurz zusammen.

Nervenzelle und Ganglienzelle sind histologisch und physiologisch verschiedene Zellarten. Phylogenetisch stammen sie wohl von gemeinsamen Epithelvorfahren: die Nervenzellen und Ganglienzellen sind nach zwei verschiedenen Richtungen hin differenzirte Neuroganglienzellen, und diese waren bloß umgestaltete Sinnesepithelzellen, von deren ursprünglichen morphologischen Eigenschaften die Nervenzellen mehr als die Ganglienzellen behalten haben. In der Ontogenese ist dies aber keineswegs immer der Fall; die Nervenzellen scheinen vielmehr meistens aus frühzeitig von den Ganglienanlagen getrennten ektodermalen Epithellagen zu entstehen.

Die Nervenzelle findet in der Muskelzelle in jeder Hinsicht ihr Gegenbild.

Als Nervenspindel, resp. Muskelspindel, bezeichne ich jene Strecke einer Nervenfaser, resp. jene Muskelfaser, welche entweder dauernd einer Zelle entspricht oder — durch endogene Zelltheilung mehrzellig geworden — wenigstens auf eine bereits differenzirte embryonale Nervenzelle resp. Muskelzelle zurückzuführen ist. So sind die Muskelspindeln der glatten Muskulatur in der Regel einzellig; die der quergestreiften Muskulatur sind dagegen meistens mehrzellig[2].

Nervenspindel und Muskelspindel können sich sowohl an ihren

[1] Studien über die Histologie der Najaden (ungarisch). in: Math. Nat. Abh. Ungar. Akad. Wiss. 14. Bd. 1884. Ein deutscher Auszug in: Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887. — Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? in: Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889. — Über den Unterschied zwischen Nervenzellen und Ganglienzellen (ungarisch). in: Gyógyászat (Heilkunde) 31. Jahrg. 1891. — Über die Schaumstructur hauptsächlich bei Muskel- und Nervenfasern. in: Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891. Nachtrag. Ebénda.

[2] Andere wollen letztere bloß als mehrkernig und dann beide auch entwickelt als je einer Zelle entsprechend auffassen.

Digitized by Google

Enden in sehr verschiedenem Grade verzweigen als auch seitliche Ästchen, Fäserchen abgeben (die Collateralen der Nervenfasern). Die Endästchen der Muskelspindel dienen entweder als Ansatz oder als Ursprung.

Nervenfasern werden entweder dadurch gebildet, dass sich mehrere Nervenspindeln hinter einander reihen und mit einander verwachsen, und dann können, von kleinen Collateralen abgesehen, bloß die terminal gelegenen Spindelenden Verzweigungen eingehen (Vertebraten, Arthropoden, Mollusken); oder jede Nervenfaser wird von einer Nervenspindel gebildet, welche mit ihren Endästchen vom Centrum bis zur Peripherie, resp. von einem Centrum bis zum anderen reicht. Die centralen Endästchen der Nervenspindel treten, falls sie nicht frei endigen, mit den Ganglienzellen, die peripheren, wenn sie nicht ebenfalls frei endigen, mit den zu innervirenden Zellen in Verbindung (Fig. 4 u. 5)[1].

Von Muskelspindeln und Nervenspindeln giebt es zwei Haupttypen; dabei sind aber sowohl Combinirungen der beiden, namentlich in den Nerven, als auch verschiedene Übergänge zwischen den beiden vorhanden. Der eine Spindeltypus ist der bündelförmig-massive, der andere der röhrenförmig-hohle. Letzterer Typus geht in der Histogenese oft (vielleicht immer) durch den ersteren hindurch. Röhrenförmig sind z. B. sowohl die Nervenspindeln mit Markscheide bei den Wirbelthieren und den Crustaceen als auch die scheidenlosen Spindeln mancher anderer Wirbellosen. Bündelförmig sind u. a. die nackten Spindeln der Wirbelthiere (die Remak'schen Fasern); aus solchen fand ich auch die Nerven der Muscheln etc. zusammengesetzt. Den combinirten Typus zeigen die Hirudineen und wahrscheinlich auch andere Annulaten. In der Gegend des Kernes

[1] Die Art und Weise, wie sich die centralen Verästelungen der Nervenspindeln mit den Ganglienzellen verbinden, habe ich schon vor mehreren Jahren richtig gesehen und beschrieben (»Nach welcher Richtung hin etc.« l. c.) und mich mit meiner neuen Methylentinction wieder davon überzeugt. Bei der Ganglienzelle angelangt, divergiren die Primitivfibrillen des betreffenden Spindelastes und umgeben in der Richtung der Meridiane die Ganglienzelle, um sich nachher in den »Dendritenfortsätzen« der Ganglienzelle zu vertheilen oder in denselben Spindelast wieder zurückzukehren, resp. in dessen Verzweigungen abzulenken. Die einzelnen Primitivfibrillen spalten sich in ihre Elementarfibrillen und diese verbinden in schräger Richtung die Meridiane mit einander. Die Elementarfibrillen endigen also in den Ganglienzellen nicht und verflechten sich auch nicht mit dem eventuellen Faserwerk im Zellkörper der Ganglienzelle.

Digitized by Google

unterscheiden sich letztere Nerven von den beiden Haupttypen kaum; bald sind sie dem einen, bald dem anderen ähnlicher. Nur in dem weiteren Verlauf der Spindel resp. in ihren Verästelungen vereinigen sich Bündel von leitender Substanz mit Röhren.

Fig. 1 stellt schematische Quer- und Längsschnitte des bündelförmigen, Fig. 2 (*C* ausgenommen) des röhrenförmigen und Fig. 3 des combinirten Typus, letztere durch Nerven von Hirudineen, dar.

Was die Muskelspindeln betrifft, so sind z. B. die quergestreiften der Wirbelthiere und der Arthropoden, sämmtliche Muskelspindeln der Mollusken, der Chaetopoden etc. bündelförmig; röhrenförmig sind u. a. die der Hirudineen. Erstere illustrirt Fig. 1, letztere Fig. 2 *Aa*, *Ab* u. *C*, sowohl als auch Fig. 6.

Die contractile Substanz ist ein intracelluläres Protoplasmaproduct der Muskelzelle; die leitende Substanz ein intracelluläres Protoplasmaproduct der Nervenzelle. (Die Nervenzelle producirt das Leitende, die Ganglienzelle das zu Leitende.)

Das eigentlich Fortlebende, der Kern und das Protoplasma der Muskel-, resp. Nervenzelle, bildet bald den überwiegenden (Fig. 2 *Aa*, *Ab*), bald einen beinahe verschwindend kleinen (Fig. 1 *Aa*, *Ab*) Theil der Spindel. Auch befindet sich der Kern und das Protoplasma in beiden Typen bald innerhalb der contractilen resp. leitenden Substanz (Fig. 1 und 2 *Aa*), bald außerhalb (Fig. 1 *Ab* und Fig. 2 *Ba*, *Bb*); oder in dieselben eingebettet. Nicht selten befindet sich ein Theil des Protoplasmas mit dem Kern außerhalb der leitenden Substanz, wogegen der andere Theil, von Zellsaft sehr gelockert, das Lumen der röhrenförmigen Nervenspindel ausfüllt. (Fig. 2 *Ba*, *Bb*: Nervenfasern mit Markscheide bei den Wirbelthieren und den Crustaceen.) Was aber die Lage des Kerns zur Längsachse betrifft, so halten sich die vor und hinter dem Kerne befindlichen Mengen von contractiler oder leitender Substanz in den meisten Fällen das Gleichgewicht.

Die contractile Substanz besteht aus den eigentlich contractilen Primitivfibrillen und aus einer interfibrillären Substanz, welche die mehr oder weniger beträchtlichen Zwischenräume zwischen den Primitivfibrillen ausfüllt.

Die leitende Substanz besteht ebenfalls aus den eigentlich leitenden Primitivfibrillen und aus einer interfibrillären Substanz, welche der der Muskelspindeln entspricht. Nicht selten überwiegt das Interfibrilläre an Menge das eigentlich

Digitized by Google

Leitende; und dann ist jener Theil der interfibrillären Substanz, welcher die Primitivfibrillen unmittelbar umgiebt, die perifibrilläre Substanz, etwas anders beschaffen als der übrige; er ist namentlich viel dichter und enthält mehr Myelin.

Myelin ist in allen Nerven vorhanden. Es kann, mehr oder weniger gleichmäßig, in der interfibrillären Substanz vertheilt sein, oder es bildet eine gesonderte periphere Lage (die Markscheide) in der Wand der Spindel, welche in diesem Fall immer zum röhrenförmigen Typus gehört (Fig. 2 *Ba*, *Bb*).

Der Verlauf der Primitivfibrillen entspricht immer der Hauptrichtung der Spindel und in ihren Verästelungen der Längsachse des betreffenden Astes. In einer Muskelspindel können die Primitivfibrillen je nach ihrer Lage zwar verschieden lang sein, sie durchsetzen aber immer ununterbrochen die ganze Spindel.

Auch in einer und derselben Nervenfaser können die Primitivfibrillen verschieden lang sein, immer reichen sie aber ununterbrochen vom Centrum bis zur Peripherie oder bis an andere Centren.

Die contractilen Primitivfibrillen können außer in cylindrischer Form (als Muskelsäulchen, Primitivsäulchen) auch als Leistchen oder Bänder (Primitivleistchen der Hirudineen) auftreten; von leitenden Primitivfibrillen kenne ich dagegen nur die cylindrische Form.

Die Primitivfibrillen, sowohl die leitenden, als auch die contractilen, sind je nach ihrer Stärke aus mehreren Elementarfibrillen zusammengesetzt, oder sie entsprechen selbst einer Elementarfibrille. Die Elementarfibrillen können wir innerhalb der Primitivfibrille gewöhnlich nicht unterscheiden; stärkere Primitivfibrillen können aber durch geeignete Macerirung gelegentlich in ihre Elementarfibrillen aufgelöst werden. Andererseits kann man — falls gelungene Vergoldungen zur Verfügung stehen — auch in den peripherischen Endverzweigungen der Nerven sehen, wie sich dickere Primitivfibrillen allmählich in dünnere Ästchen spalten und endlich für die einzelnen zu innervirenden Zellen die allerdünnsten Elementarfibrillen abgeben. Die Elementarfibrillen scheinen — bei einem und demselben Thiere wenigstens — gleich dick zu sein; die contractilen Elementarfibrillen sind aber bei den Hirudineen dicker als die leitenden[1].

[1] Die leitenden Elementarfibrillen in den dickeren Primitivfibrillen von *Hirudo* werden nach meiner Methylenblautinction etwas gelockert und sind dann deutlich zu erkennen. Primitivfibrillen, welche nicht dicker sind, als 0,1 μ = $^1/_{10000}$ mm) sind, kann man durch mehrere Gesichtsfelder verfolgen. Primitiv-

Digitized by Google

Der protoplasmatische Theil der Spindel reicht in die dünneren Verzweigungen nicht mehr hinein, ausgenommen gewisse centrale Endäste bei den Nerven, welche zu Ganglienzellen führen. Jene bestehen also bloß aus leitender, resp. contractiler Substanz. Verfolgt man die Nervenästchen gegen die Peripherie, so findet man in denselben bald nur noch eine Primitivfibrille, welche mit einem Mantel von perifibrillärer Substanz umgeben ist; auch die Primitivfibrille verästelt sich weiter, bis sie, wie schon gesagt, in Elementarfibrillen aufgelöst ist. Noch ist aber die Elementarfibrille, das eigentliche Nervenende, von einem perifibrillären Mantel umgeben. Dieser bildet die verschiedenen Varicositäten, die Endplatten an den Epithelzellen etc. und bleibt an der Oberfläche, wogegen die Elementarfibrille wohl meist in die betreffende Zelle hineindringt.

Wo sich nun die Primitivfibrillen speciell bei den Hirudineen befinden und wie sie sich unter dem Mikroskop präsentiren, will ich an der Hand der hier beigegebenen Holzschnitte etwas eingehender darstellen.

Fig. 6 zeigt Querschnitte röhrenförmiger Muskelspindeln von *Pontobdella*, alle vor oder hinter dem Kern. Nach den üblichen Tinctionen, und besonders nach meiner Hämatoxylintinction, erscheint der axiale Theil (*p*), ein durch Zellsaft sehr gelockertes Protoplasmanetz, viel heller als der Mantel aus contractiler Substanz. Letztere besteht immer aus einer Lage meist leistenförmiger Primitivfibrillen, welche von der interfibrillären Substanz mit einander verkittet werden. Diese interfibrilläre Substanz ist, in Form von kurzen Linien, welche mit einander parallel auf der Oberfläche der Spindel vertical stehen, schwarz gezeichnet, da sie in gelungenen Präparaten allein tingirt ist. Diese Linien des Querschnittes haben Bütschli und alle Anderen für das contractile Protoplasma gehalten, Ersterer speciell aus je einer radiären Wabenreihe bestehend beschrieben. Andere haben die darin liegenden Körnchen, gelegentlich radiäre Reihen (*C*), für Querschnittbilder von Primitivfibrillen demonstrirt. Die in der Zeichnung hell gelassenen Zwischenräume zeichnen sich im Präparat durch einen eigenthümlichen Glanz und gelblich-grünlichen Schimmer aus: sie sind gegen den viel weniger lichtbrechenden

---

fibrillen, wahrscheinlich schon einzelne Elementarfibrillen von 0,05 μ, kann man in den Ganglien und Connectiven von *Hirudo* noch scharf unterscheiden.

Digitized by Google

(daher in *C* dunkler dargestellten) protoplasmatischen Theil durch eine schwarze Reflexlinie deutlich abgegrenzt; gegen die Peripherie grenzt sie dagegen eine Zone erhärteter Interfibrillärsubstanz (g_1 in *D*) ab, welche ihrerseits an eine ebenfalls erhärtete Grenzschicht der hyalinen Grundsubstanz des betreffenden Gewebes (g_2 in *D* und *F*) stößt. Eine eigentliche Zellmembran, welche — aus chitinoider (chitinartiger) Substanz bestehend — schonenden Macerirungen Widerstand leisten würde, besitzen die Muskelspindeln der Hirudineen nicht.

Wie irrthümlich es von Bütschli war, die hellen Leisten (*l*) als Wabenreihen gewöhnlichen Protoplasmas zu bezeichnen, zeigt ein Blick auf gelungene Goldpräparate (*E* und *F*) am schlagendsten. Das wirklich gewöhnliche Protoplasma (*p*) des Lumens erscheint stark granulirt und sehr dunkel violett; dieselbe Farbe setzen die Streifen *if* gegen die Peripherie fort, wogegen die dazwischen liegenden Felder *l* beinahe ganz farblos bleiben und sich durch Lage, Form und eigenthümliche Lichtbrechung, durch einen starken Glanz, als identisch mit den Leistchen *l* in *C* und *D* erweisen. Und doch sollen nach Bütschli diese, weil sie sich durch Carmin, Hämatoxylin etc. kaum färben lassen, Wabenreihen gewöhnlichen Protoplasmas darstellen. Hätte Bütschli Recht, so müssten diese »Wabenreihen« eine ähnliche Goldreaction wie das medulläre, wirklich gewöhnliche Plasma zeigen, und nicht die mit ihnen alternirenden, welche ja aus contractilem Plasma bestehen sollen. Die Sache verhält sich also genau umgekehrt, wie er und beinahe alle anderen Autoren es meinten. — Die glänzenden contractilen Leisten *l*, deren gewöhnliche Form bei Pontobdella *D* genauer darstellt, sind vollkommen homogen; es lässt sich nicht eine Spur von Wabenstructur in ihnen auftreiben; es würde mir aber wahrscheinlich auch gelingen, eine solche künstlich herzustellen.

Fig. 7 stellt Theile von Muskelfasern einer *Pontobdella* vor. Die in *A* und *B* weniger, in *C* stärker macerirten, ungefärbten Muskelfasern sind mit Nadeln zerstückelt; an den Rissenden ragen die Primitivleistchen frei vor: *l* in *A* und l_1 in *C* auf der Kante stehend, l_2 auf die Fläche umgebogen. Das, was da frei hervorragt, ist die Fortsetzung der lichten Längsfelder, welche im Präparat stark glänzen und das Licht doppelt brechen. Die schmäleren, dunkel erscheinenden Linien *if* ragen nirgends hervor; was eventuell so scheinen könnte, sind die dunklen Reflexlinien, welche die hervorragenden, glänzenden Leistchen begleiten. Zwischen den ganz

Digitized by Google

homogenen glänzenden hellen Streifen (den Leistchen) befinden sich in den dunklen Linien kleinere und größere Körnchen. Diese verleihen den dunklen Linien, da sie oft dicker und ziemlich regelmäßig (wie in *A* angedeutet) angeordnet sind, ein Aussehen, welches mehrere Autoren als moniliform bezeichnen; dieselben Körnchen sehen wir auch auf dem Querschnitt in radiäre Reihen angeordnet. Die Primitivfibrillen selbst sind nie moniliform, sondern ganz glatt. Ich finde Stückchen von ihnen in meinen Macerationspräparaten oft ganz isolirt, bald auf der Kante stehend, bald auf der Fläche liegend (*C*. l_1 und l_2). Immer zeigen sie die charakteristischen optischen Eigenschaften sehr deutlich (mit dem Altern des Präparates allmählich bedeutend schwächer). In tangentialen Längsschnitten sieht man sie immer von der Kante; in Längsschnitten dagegen, welche durch die Hauptachse der Spindel geführt sind, von der Fläche (*l* in *B*); l_2 in *C* zeigt auch, dass die Kanten der Primitivleisten etwas verdickt sind.

Fig. 8 *A* zeigt den Verlauf und den Charakter der leitenden Primitivfibrillen aus der Darmwand von *Pontobdella* nach Goldbehandlung[1]. Innerhalb eines kleineren Nervenastes, welcher nur noch aus leitender Substanz besteht, sehen wir dickere und dünnere Primitivfibrillen (*f*); sie verlaufen alle wellig und sind ohne Mühe weit (oft durch das ganze Präparat) zu verfolgen. *if* ist die interfibrilläre Substanz, im Präparat blass hortensiaroth, von welcher die dunkelvioletten, beinahe schwarzen Primitivfibrillen deutlich absteehen. f_1 ist eine in kurzen Wellen ganz isolirt verlaufende, bei *l* abgerissene Fibrille, welche von einem blassen perifibrillären Mantel umgeben ist, aus welchem aber bei *l* die Fibrille etwas hervorragt. Die Contouren des Mantels verlaufen im Gegensatz zur Wellenlinie der Fibrille ziemlich gerade. Die Primitivfibrille f_1 giebt dünnere Ästchen f_2 (Primitivfibrillen) ab. Die dickste Primitivfibrille f_3 begegnet einer sympathischen Ganglienzelle *g*; sie spaltet sich in dünnere Fibrillen und verbreitet diese um die Zelle herum; die

[1] Besonders schön zeigen sich die feinsten Primitivfibrillen nach der erwähnten Methylenblautinction bei *Hirudo* in den motorischen Bündeln der Bauchganglien und ihrer Seitennerven. Ich habe mich hier nämlich davon überzeugen können, dass die motorischen Primitivfibrillen compacte Bündel bilden, die sensorischen dagegen in die Wand von Röhren eingelagert sind. In den Nerven der Hirudineen, welche zum gemischten Typus gehören, sind also die Bündel motorische, die Röhren (mit sehr vielen Collateralen in den Ganglien) sensorische Bahnen: erstere verbreiten sich im Ganglion mehr ventral, letztere mehr dorsal.

Digitized by Google

dünnen Ästchen sammeln sich aber wieder, und die dicke Primitivfibrille setzt ihren Weg weiter fort.

Fig. 8 *Ba* und *Bb* zeigt glasstäbchenartige Stücke von Primitivfibrillen, welche aus den Längscommissuren von *Pontobdella* herauszumaceriren sind. Bei *Ba* sieht man rechts zwei Primitivfibrillen dicht neben einander liegen; links liegen sie schon über einander, und ebendort spalten sich zwei dünnere Primitivfibrillen, in Folge der starken Macerirung, ab. Bei *Bb* ist an einer Stelle noch etwas perifibrilläre Substanz zu sehen. *C*, ein Stückchen derselben Längscommissur, zeigt dicht neben einander gelagerte Primitivfibrillen in situ: stark glänzende helle, homogene Streifen. Die Fortsetzung von solchen ragt in *D* am Rissende frei hervor. Dass die hellen, homogenen Streifen nicht der optische Ausdruck von Septen, radiären Leisten in der Commissur (Fig. 11 *ns*) sind, wird schon in diesem Bilde dadurch bewiesen, dass ihr dem Beobachter entgegengekrümmtes Ende einen kreisförmigen Querschnitt hat. Auch ihre optischen Eigenschaften beweisen, dass sie dasselbe sind, wie die frei herausmacerirten Stäbchen *Ba* und *Bb*. Die dunklen Linien in *C* bedeuten die Reflexlinien, welche die glänzenden Stäbchen begleiten. — Die Primitivfibrillen erscheinen in diesem Präparat desshalb nicht so wellig, wie im Chlorgoldpräparat, weil die Längscommissur, welche macerirt wurde, bei der normal möglichen größten Streckung des Thieres in gedehntem Zustande fixirt war. — Die optischen Eigenschaften der Primitivfibrillen sind, von der Farbe abgesehen, auch nach Goldbehandlung dieselben, wie ungefärbt.

In dem tangentialen Längsschnitt aus dem Connectiv (der Längscommissur), welcher — ein Balsampräparat, nach meiner Hämatoxylinmethode gefärbt — in Fig. 9 wiedergegeben ist, treten die Primitivfibrillen *f* in der Form von homogenen, ungefärbten Längsstreifen auf. Die dunklen, hier auffallend geraden Linien bedeuten zum Theil Reflexe und zum Theil die dunkelstahlgrau tingirte perifibrilläre Substanz[1].

Fig. 10 und 11 sollen die Lage der Primitivfibrillen in dem Connectiv und dem FAIVRE'schen Nerv von *Pontobdella* näher angeben. Fig. 10 stellt einen genauen Querschnitt nach vollkommener Streckung und Goldbehandlung dar. Bei *Pontobdella* und den meisten

[1] Jene hellen Streifen, resp. die losgelösten glasstäbchenartigen Fibrillenstücke sind das, was nach meiner Methylentinction, wenn alles Interfibrilläre und Perifibrilläre entfärbt ist, in Form von glatten stahlblauen, mehr oder weniger violetten scharfen Linien ohne jede Varicosität erscheint. Die Varicositäten sind nur dann sichtbar, wenn die perifibrilläre Substanz mitgefärbt ist.

Digitized by Google

anderen Hirudineen ist jedes je eine kolossale Nervenspindel, welche an ihren leitenden Enden, in je einem Ganglion, reiche Verästelungen eingeht, in deren leitende Zone aber Fortsätze vor und dahinter liegender Connectivspindeln eingekeilt sind. Diese Fortsätze sind es, welche die durchgehenden Primitivfibrillen durch ein Ganglion in das andere führen und so entferntere Somite mit einander nervös verbinden. In Fig. 10 *A* ist gerade der Kern der Connectivspindel getroffen. Um den Kern *k* herum befindet sich eine medullare Zone aus lockerem Protoplasma mit viel Zellsaft. Eine gewisse Anzahl von Primitivfibrillen scheint sich gegen die Peripherie zu schon innerhalb dieser Zone differenzirt zu haben. Die auch hier (weiter vom Kern aber, z. B. in Fig. 11, noch mehr) überwiegende corticale Zone bilden radiäre Leisten aus leitender Substanz (*l.ls*). Dieselben erscheinen hier in ihrer Gesammtheit bedeutend dunkler, als der Kern, welcher seinerseits etwas dunkler als die blasse protoplasmatische Zone ist.

Die Leisten aus leitender Substanz, die eigentlichen Septen, werden von einander durch Spalten getrennt, welche nur in Goldchloridpräparaten so weit, wie hier gezeichnet, erscheinen (*issp*: Interseptalspalten). Sie sind im Präparat ganz farblos; das medullare Protoplasma setzt sich nämlich in die Spalten nicht fort. Dieselben sind bei *Pontobdella* im natürlichen Zustand nur virtuell vorhanden, indem sich die benachbarten Seitenflächen der Septen (*ps.ls*) in Fig. 11) unmittelbar an einander schmiegen, und sind nach anderen Methoden bei *Pontobdella* gar nicht zu demonstriren, wohl aber bei gewissen anderen Hirudineen.

Die Septen, welche von der Peripherie bis an die medullare Zone reichen, wollen wir schlechthin als Hauptsepten bezeichnen. Sie sind keilförmig, mit der schmalen Kante nach der Peripherie. Durch diese Lage der Hauptsepten entstehen dreieckige Zwischenräume, welche von den Nebensepten ausgefüllt werden. So seien nämlich die kleineren Septen genannt, welche nicht bis an die medullare Zone reichen. Die Nebensepten sind ebenfalls keilförmig oder bandförmig, nur ist die schmale Kante des Keils nicht gegen die Peripherie, sondern gegen das Centrum gewendet. Die Nebensepten sind zum Theil eingeschaltete Fortsätze benachbarter oder entfernterer Spindeln, welche in auf- oder absteigender Richtung hinter einander liegende Somite unter sich verbinden.

Die Septen, welche von dem betreffenden Connectiv selbst gebildet werden, sind als Längsfalten der Wand der ursprünglich

Digitized by Google

dünnwandigen, röhrenförmigen Connectivspindel (primären Nervenröhre) aufzufassen. Indem sich nun die eingefaltete Wand, welche aus leitender Substanz besteht, nach außen verdickt, wird der Hohlraum innerhalb der Falte (zwischen den zwei Lamellen der Falte) ausgefüllt. Aber nicht vollkommen; es entstehen weitere und engere Röhren in der leitenden Substanz, welche das ganze Connectiv durchziehen und sich in die Ganglien fortsetzen, um sich dort zu verzweigen. Man kann sie secundäre Nervenröhren nennen, indem sie sich innerhalb der Wand der primären Nervenröhre, der Connectivspindel, differenzirt haben und ihre Wand aus leitender Substanz besteht.

Die leitende Substanz ist also in den Connectiven (Längscommissuren) von *Pontobdella* durch die Septen vertreten, welche nach Goldchloridbehandlung in Fig. 10 *A* (*l.ls*), nach gewöhnlichen Tinctionen in Fig. 11 *A* (*ps.ls*) abgebildet sind.

Was die Vertheilung der Bestandtheile der leitenden Substanz in den Septen betrifft, so bilden die Primitivfibrillen zuerst gegen die Oberfläche der Septen eine dichtere Lage. In dieser oberflächlichen Lage befinden sich, außer einigen dickeren (Fig. 8 *D*), meist sehr dünne Primitivfibrillen. Die übrigen, dickere und dünnere, liegen im Inneren des Septums, ziemlich unregelmäßig und gar nicht dicht eingestreut; auch um die Röhren herum (*rl* in Fig. 10 und *rl* (*N*) = Neurochord in Fig. 11) bilden sie keineswegs immer eine distincte Lage. Das Myelin der Interfibrillarsubstanz sammelt sich hauptsächlich in der unmittelbaren Umgebung der einzelnen Primitivfibrillen und ist gegen die Oberfläche des Septums am auffallendsten. Die secundären Nervenröhrchen (so z. B. die Neurochorde) sind mit einem glashellen, dünnflüssigen Zellsaft prall gefüllt, welcher nur nach ungeeigneter Behandlung ein körnig-faseriges Coagulum entstehen lässt.

Auf Längsschnitten können wir also die Primitivfibrillen wohl parallel mit einander, aber nie in regelmäßigen, gleichen Abständen finden; ist der Schnitt sehr dünn (wie z. B. in Fig. 9), so werden wir gelegentlich auffallend wenig Primitivfibrillen darin entdecken können: wir können gerade das Lumen der Röhren und im Innern der Septen solche Stellen getroffen haben, wo eben gar keine Primitivfibrille in die Schnittebene fällt, oder höchstens eine. Ist noch dazu das Connectiv nicht einmal gehörig gedehnt, so dass die Fibrillen wellig verlaufen, und ist vielleicht auch die Schnittrichtung

Digitized by Google

etwas schräg, so wird es uns, je dünnere Schnitte wir machen, um so schwerer fallen, die Primitivfibrillen in ihrer Continuität zu entdecken. Ein körnig-fibrilläres Coagulum des Zellsaftes und der Interfibrillärsubstanz kann mit Theilstücken der Primitivfibrillen, durch reichliche Myelinformationen unterstützt, das prächtigste Substrat für eine Rohde'sche Paraffinserienhistologie liefern.

Im Querschnitt erscheinen die Primitivfibrillen nach Goldchloridbehandlung (Fig. 10) als kleinere und größere schwarze Flecke von rundlicher Gestalt, welche trotz der Färbung einen auffallenden eigenen Glanz behalten, falls man nur Celloidinschnitte und in verdünntem Glycerin untersucht. Die Interfibrillärsubstanz, mit ihrem fein vertheilten Myelin, ist röthlichviolett: Myelinformationen hatten keine Zeit zu entstehen. Der Inhalt der Röhrchen ist vollkommen hyalin, blass rosenfarbig. Die Interseptalspalten (*issp*) sind ganz farblos, da sie ja erst nach der Imprägnirung künstlich bis zur Sichtbarkeit erweitert worden sind.

So zu sagen ganz das Negativ dieses Bildes zeigen die Querschnitte aus Objecten, welche nicht mit Goldchlorid behandelt, sondern nach einer der üblichen Methoden tingirt worden sind. Fig. 11 stellt einen Querschnitt aus dem Connectiv von *Pontobdella* gerade durch eine Stelle dar, wo sich das Connectiv zufällig etwas nach oben verbogen hatte, so dass die untere Hälfte des Bildes einen genauen Querschnitt zeigt, die obere dagegen in einen tangentialen Längsschnitt übergeht: ein Umstand, welcher dem Präparat eine ganz besondere Beweiskraft verleiht.

Zu allererst fallen uns an Stelle der Interseptalspalten von Fig. 10 radiäre Balken auf, welche sich gegen die Peripherie zu verzweigen scheinen. Sie lassen sich nach starker Färbung mit meinem Hämatoxylin dunkelgrau bis schwarz tingiren; nach einer schwächeren Färbung — oder auch ungefärbt — erscheinen sie mehr oder weniger bräunlichgelb und zeigen einen deutlichen Myelinglanz, vorausgesetzt, dass das Object beim Einbetten in Celloidin nicht allzu lange der Einwirkung von Äther-Alkohol ausgesetzt war. Vergleicht man Fig. 10 mit Fig. 11, so sieht man sofort, dass diese Balken nur der optische Eindruck davon sind, dass die Seitenflächen benachbarter Septen, wo sich die Interfibrillärsubstanz gerade durch besonders viel Myelin auszeichnet, einander unmittelbar berühren. Auch gegen das Centrum und gegen die Peripherie sind die Septen natürlich durch deutliche, scharfe Linien abgegrenzt. Nur das

Digitized by Google

Auftreten von gewaltigen Myelinformationen kann diese Linien so splitterig machen, wie sie Rohde gezeichnet hat. Auch die Contouren der Röhrchen sind scharfe Linien, welche sich von der blasseren Grundsubstanz der Septen deutlich abheben.

Das Querschnittsbild der Primitivfibrillen ist aber hier ein kleiner Kreis, welcher — je nach der Einstellung — auch den Eindruck eines glänzenden Punktes machen kann; oder es erscheint im Centrum des kleinen Kreises ein noch kleinerer dunkler Punkt. Um den kleinen Kreis herum ist, wenn dieser im Innern des Septums liegt, ein heller Hof, welcher seinerseits ebenfalls von einer ziemlich scharfen Linie begrenzt wird: der optische Eindruck des Mantels aus perifibrillärer Substanz. Man sieht sowohl in *A* als auch in *B*, wie die im Querschnitt punktförmigen Primitivfibrillen in die hellen Streifen des Längsschnittes übergehen; man sieht, wie sich die dunkel gezeichneten Radiärbalken in die dickeren dunklen Längslinien fortsetzen. Die dünneren dunklen Längslinien sind aber meistentheils Reflexe, welche die Primitivfibrillen eben so nur scheinbar begleiten, wie jene kleinsten Kreise den Querschnitt derselben umgeben.

Je mehr von den eigenthümlichen optischen Eigenschaften der Bestandtheile in solchen Präparaten zum Ausdruck kommt, einen um so leichteren Einblick kann man in die Beschaffenheit des Connectivs und in die der Nerven überhaupt gewinnen. Das Einschmelzen in Paraffin zerstört manche Feinheiten, das Einschließen in stark lichtbrechende Medien löscht die natürlichen Contouren, welche auf Lichtbrechungsdifferenzen beruhen, aus; zu dünne Schnitte lassen die optischen Eigenthümlichkeiten der Bestandtheile nicht zur Geltung kommen. Die Hauptsache ist hier, dass die Commissur gehörig gedehnt sei und man die Richtung des Schnittes genau kenne. Ein richtiger Querschnitt ist, wenn auch 20 μ dick, mehr werth, als wenn er 1 μ dünn ist. Man täuscht sich sehr, wenn man glaubt, der Lösung schwieriger histologischer Probleme durch das Übertreiben des Dünnschneidens näher gekommen zu sein. Gewiss ist die Herstellung tadelloser Serien von Schnitten, welche 1 μ dünn sind, eine schöne Kunst, nur hat sie bei der heute noch so rohen Vorbehandlung des Objectes für die Wissenschaft sehr wenig Werth. Aus Schnitten von 1 μ Dieke können wir nur ganz ausnahmsweise mehr lernen, als aus 5 μ dicken, wohl aber meistens viel weniger, davon abgesehen, wie oft sie ganz Falsches zeigen.

Digitized by Google

So weit vom Kern des Connectivs, wie der Schnitt in Fig. 11 liegt, nimmt das medullare Protoplasma nur noch sehr wenig Raum ein, noch weiter stoßen die Septen im Centrum beinahe an einander. Die wenigen Primitivfibrillen, welche im centralen Theil in Fig. 11 noch sichtbar sind, setzen dann ihren Weg innerhalb der Septen weiter bis in das Ganglion fort, wo die Septen aus einander rücken, sich verästeln und in Röhren und Bündel auflösen. — Der Faivre'sche Nerv besitzt nirgends einen protoplasmatischen axialen Theil, also auch keinen Kern; im Übrigen ist er (*B* in Fig. 10 und 11) ganz so beschaffen, wie die Connective. Seine Bedeutung und seine Entstehung zu schildern, würde zu weit führen.

Die hier mitgetheilten und an Hirudineen illustrirten Thatsachen werde ich bei nächster Gelegenheit auch für andere Gruppen aus einander zu legen versuchen.

Kolozsvár, im October 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 24.

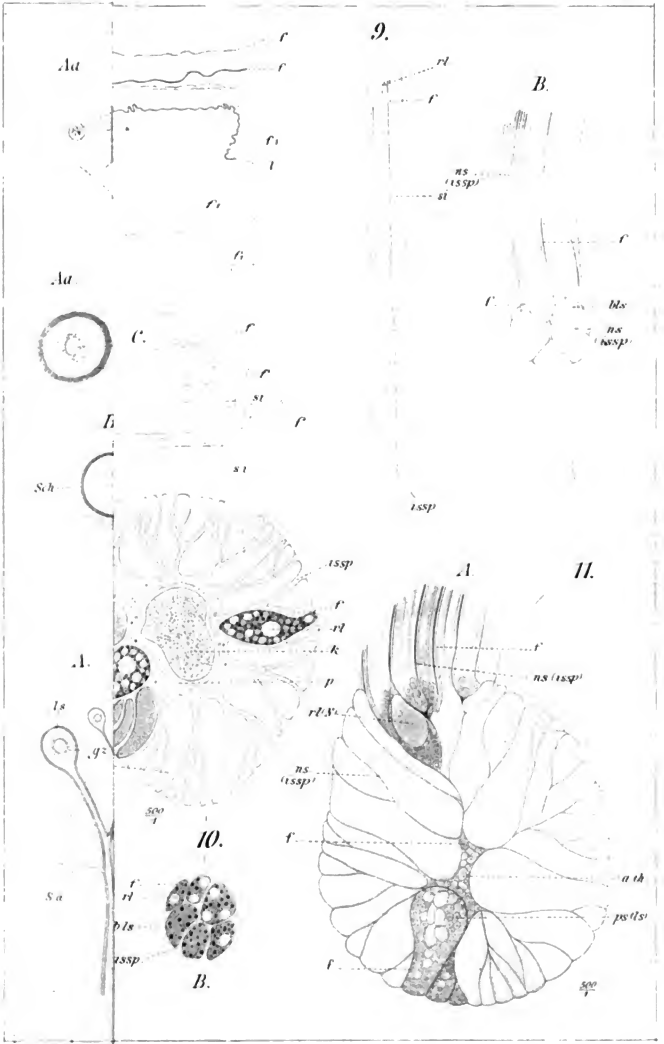
Fig. 1. *Aa.*, *Ab.* schematische Querschnitte, *Ba.* und *Bb.* Längsschnitte vom bündelförmigen Typus der Nerven resp. Muskelspindeln, *Bc.* eine ganze Muskelspindel. *k.* der Kern. *p.* der protoplasmatische Theil, *lcs.* contractile resp. leitende Substanz, *cs.* contractile Substanz. Die leitende resp. contractile Substanz ist mit Kreuzstrichen schraffirt.

Fig. 2. *Aa.* und *Ab.* Querschnitte von Nerven- resp. Muskelspindeln des röhrenförmigen Typus. *Ac.* Querschnitt durch die Äste einer röhrenförmigen Nervenspindel, welche durch eine Bindegewebshülle (*bg.* resp. Neurilemm) zusammengehalten werden; *Ad.* die weitere Verästelung quer und schräg getroffen, das Lumen der Röhre (*p.* und *rl.*) ist hier schon verschwunden. *Ba.* schematischer Querschnitt der markhaltigen Nervenspindel von Wirbelthieren, *Bb.* von Crustaceen. *Sch.* Schwann'sche Scheide, *m.* Myelinscheide, *ls.* leitende Substanz, *k.* Kern, *p.* dichteres Protoplasma um den Kern herum, *rl.* Lumen der Spindel mit vom Zellsaft sehr gelockertem Protoplasmanetz (wo nach Kupffer u. A. die leitenden Primitivfibrillen zu suchen wären). *C.* schematischer Querschnitt einer röhrenförmigen Muskelspindel von *Branchellion* (Ein- und Ausstülpungen der Wand aus contractiler Substanz *cs.*).

Fig. 3. *A.* Schematischer Quer-, *B.* Längsschnitt einer Nervenspindel vom combinirten Typus (Hirudineen), etwas vom Kern entfernt. *zs.* Zwischensubstanz (in natürl. Zustand sehr gering), welche die verschiedenen Bündel und Röhren aus leitender Substanz (*ls.* mit Kreuzstrichen schraffirt) zusammenhält, resp. den Zwischenraum ausfüllt. *bg.* Neurilemm. *rl.* Röhrenlumen (fein punktirt), *p.* Züge von dichterem Protoplasma in der Zwischensubstanz.

Fig. 4. *A.* centrale, *B.* periphere Verästelung einer röhrenförmigen Nervenspindel schematisch dargestellt. (In der That ist aber die sensorische

Digitized by Google



Digitized by Google

und motorische leitende Substanz wohl meist ein Product verschiedener Nervenspindeln.) *ls.* leitende Substanz, *rl.* Röhrenlumen, *gz.* Ganglienzellen, welche von den centralen Endästchen aus mit Primitivfibrillen (resp. Elementarfibrillen) umsponnen werden. *S.a.* oder *S.ei.* Seitenästchen (Collaterale). *cf.e.* centrale freie (sensorische) Nervenenden. *Mf.* Muskelspindeln, *me.* motorische Enden, *p.f.e.* periphere freie Enden, *Sz.* Sinneszellen.

Fig. 5. Muskelspindeln von Hirudineen. Röhrenförmiger Typus, verschiedene Variationen im optischen Längsschnitt, halbschematisch. *A.* kurze Spindel aus dem Saugnapfe: *cs.* contractile Substanz (corticaler Theil), *p.* protoplasmatischer (medullarer) Theil. *B.* Sternform aus einer Hautwarze von *Clepsine sexoculata*. *C.* langgestreckte Spindeln mit Verästelung aus der Darmwand von *Pontobdella*. *f.* dünne Seitenästchen (mit meist einer einzigen Primitivfibrille), welche parallel verlaufende Spindelstrecken (benachbarte und auch entfernter liegende) mit einander verbinden.

Fig. 6. Muskelfasern von *Pontobdella*. Querschnitte vor dem Kern. Nicht schematisirt, nur unausgeführt. *A.* aus der Längsmuskulatur, mit weitem Lumen (*p.* durch Zellsaft sehr gelockertes Protoplasmanetz: Medulla) und leistchenförmigen Primitivfibrillen (Primitivleisten) in der contractilen Substanz (*c.*: Cortex); *B* aus der Darmwand, mit beinahe cylindrischen Primitivfibrillen (Primitivsäulchen). Ein Theil der contractilen Substanz in *C* stärker, in *D* noch stärker vergrößert. *l.* die Primitivleistchen, *if.* die interfibrilläre Substanz, g_1 die erhärtete Grenzschicht aus interfibrillärer Substanz, g_2 erhärtete Grenzschicht der interstitiellen Grundsubstanz. — *E.* Goldpräparat, nur die Strecke zwischen den Sternen ausgeführt. *F.* schwächere (ungefähr 400fache) Vergrößerung. *h.* künstlicher Hohlraum zwischen Muskel und interstitieller Grundsubstanz.

Fig. 7. Aus der circulären Muskulatur von *Pontobdella*. *C.* stark, *A.* u. *B.* weniger macerirt. *A.* optischer Längsschnitt, tangential, *B.* durch die Achse. l_1 Primitivleisten auf der Kante, l_2 auf der Fläche. Nicht schematisirt.

Fig. 8. Leitende Primitivfibrillen von *Pontobdella*. *A.* Goldchlorid, Darmwand. *B., C., D.* Macerirung, Längscommissur des Bauchstranges. *f.* Primitivfibrillen eines peripheren Nerven resp. der Commissur. f_1 und f_2 einzeln verlaufende, resp. losmacerirte Primitivfibrillen. *if.* interfibrilläre Substanz. *g.* sympathische Ganglienzelle (deren Kern aus Versehen etwas zu klein gezeichnet ist). *si.* das Innere der Septen, wo keine Primitivfibrillen getroffen sind. (Gar nicht schematisirt.)

Fig. 9. Längscommissur von *Pontobdella*. Tangentialer Längsschnitt (sehr dünn). *f.* Primitivfibrillen. *ns.* (*issp*) Interseptalspalten (das Negative der Septen). *rl.* Röhrchenlumen. *si.* das Innere der Septen, wo gerade keine Primitivfibrillen getroffen sind. (Gar nicht schematisirt.)

Fig. 10. *A.* Querschnitt aus einem Connectiv von *Pontobdella* in der Höhe des Kernes der Connectivspindel, Goldchloridpräparat. *B.* Querschnitt des Faivre'schen Nerven. Dasselbe Präparat. *k.* Kern der Connectivspindel. *p.* protoplasmatischer Theil (Medulla) der Spindel. *l.ls.* Leisten aus leitender Substanz im corticalen Theil. *issp.* Spalten zwischen den eigentlichen Septen aus leitender Substanz. *rl.* Lumen der abgeschnürten Röhrchen. *f.* die Primitivfibrillen. *b.ls.* Bündel (Säulen) aus leitender Substanz.

Fig. 11. Querschnitt, in tangentialen Längsschnitt übergehend, *A.* aus einem Connectiv, *B.* aus dem Faivre'schen Nerv von *Pontobdella*. *a.th.* axialer Theil, *rl*(*N*) Lumen der neurochordartigen großen Röhre. *ns*(*issp*) Negativ der Septen (Interseptalspalte), *ps*(*ls*) das eigentliche Septum, d. h. die leitende Substanz. (Meine Hämatoxylin-Doppelfärbung.)

Digitized by Google

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden.

Von

Dr. phil. nat. **R. v. Erlanger.**

Mit Tafel 25 und 26 und 1 Holzschnitt.

Erster Theil.

Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata.*

In einer vorläufigen Mittheilung[1] habe ich schon die Gründe aus einander gesetzt, welche mich dazu bewogen haben, die Entwicklung der *Bythinia* zu studiren. Ich hoffe, im Folgenden wird sich zeigen, dass der Entwicklungsgang dieser Form nicht wesentlich von dem der *Paludina*[2] abweicht. Jedoch soll stets auf die Unterschiede in der Embryogenese beider Formen eingegangen werden, und ich werde diese Gelegenheit benutzen, um Einiges, was ich in meiner *Paludina*-Arbeit übergangen oder nicht genügend hervorgehoben habe, nachzutragen. Außerdem werde ich die Punkte, in denen meine Resultate von denjenigen Sarasin's[3] abweichen, genauer besprechen. Was die Litteratur anbelangt, so verweise ich auf meine Untersuchungen über *Paludina*, wo ich eine ziemlich vollständige Übersicht derselben gegeben zu haben glaube. Das neu Erschienene und jedesmal Besprochene soll in Anmerkungen erwähnt werden.

[1] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata* (Vorläufige Mittheilung). in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 385—388.

[2] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara.* Theil 1 und 2. in: Morph. Jahrb. 17. Bd. 1891 pag. 337—379 Taf. 20—23, pag. 636—680 Taf. 32 u. 33.

[3] P. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der *Bythinia tentaculata.* in: Arb. Z. Inst. Würzburg 6. Bd. 1882 pag. 1—68 Taf. 1—7.

Digitized by Google

Diese Untersuchung wurde in Heidelberg angefangen, und so stammt ein Theil meines Materials aus der Umgebung von Heidelberg und vom Rhein bei Nieder-Ingelheim her, wo die Laiche in beliebiger Menge erhalten werden können. Sie wurde dann in England weiter geführt und an der hiesigen zoologischen Station abgeschlossen. *Bythinia* ist hier auch keine seltene Form, und ich hoffe in kurzer Zeit Einiges über die weitere Entwicklung der Niere und die Verhältnisse derselben beim erwachsenen Thier nachtragen zu können, um so mehr als sie in PERRIER's Arbeit über die Niere der Prosobranchier nicht berücksichtigt worden ist.

Wenn auch *Bythinia* nicht zu der Fauna des Golfes von Neapel gerechnet werden kann, so dürfte diese Arbeit insofern doch in den Mittheilungen der hiesigen Zoologischen Station Platz finden, als ich hier mit dem Studium der Entwicklung und der Anatomie anderer Prosobranchier und Gasteropoden beschäftigt bin, welche mit *Paludina* und *Bythinia* verglichen werden sollen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. BÜTSCHLI für manchen freundlichen Rath, sowie den Bibliotheken der Universität Heidelberg, des Muséum d'histoire naturelle zu Paris und des South Kensington Museum zu London für die Förderung meiner Litteraturstudien über die Entwicklung der Gasteropoden zu danken. Auch der Zoologischen Station zu Neapel bin ich für die ausgiebige Benutzung ihrer Bibliothek und sonstiger wissenschaftlicher Hilfsmittel zu großem Danke verpflichtet.

Methode der Untersuchung.

Ich habe schon hervorgehoben, dass man alle Stadien der Entwicklung von *Bythinia* in beliebiger Menge erhalten kann, während dies für die Anfangsstadien (namentlich Furchungsstadien) bei *Paludina* durchaus nicht der Fall ist. Wenn ich noch erwähne, dass die ersten Entwicklungsstadien von *B.* bis etwa zur Ausbildung des Fußes viel größer sind, als die entsprechenden bei *P.*, und dass die Größenverhältnisse überhaupt nicht so schwanken, wie bei der lebendig gebärenden Form, so glaube ich sämmtliche Vorzüge der *Bythinia* aufgezählt zu haben. Dass ihre Embryonen viel undurchsichtiger als die von *Paludina* sind, ist bekannt, jedoch lässt sich an gefärbten und aufgehellten Totopräparaten noch recht viel sehen, und ich schreibe es dieser Methode allein zu, dass ich zu ganz anderen Resultaten gelangt bin, als SARASIN, welcher fast immer nur lebende Eier und Embryonen untersucht hat und von vorn

Digitized by Google

herein auf das Studium von aufgehellten Totopräparaten verzichtete, im Übrigen aber nahezu ausschließlich die Schnittmethode anwandte. Ich verkenne durchaus nicht den großen Werth der Schnittmethode und hebe besonders hervor, dass ich sämmtliche an ganzen Embryonen gemachten Beobachtungen durch transversale, sagittale und horizontale Schnittserien controlirt habe, glaube aber, dass man eine viel bessere Übersicht und ein besseres Verständnis der topographischen Verhältnisse durch das Studium ganzer Embryonen erhält. Abgesehen davon spart man auf diese Weise dem Leser viel Zeit, indem man durch Abbildung eines Totopräparates, in welche man aus Schnittserien Details eintragen kann, das Wiedergeben einer großen Anzahl von Schnitten vermeidet. Sollte dies nicht möglich sein, so wäre es doch zum mindesten vortheilhaft, von Zeit zu Zeit eine Reconstruction einer Schnittserie zu geben.

Die Untersuchung der Totopräparate ist nach der in meiner *Paludina*-Arbeit angegebenen Methode ausgeführt worden; in der jetzigen Arbeit war die Technik im allgemeinen dieselbe wie dort.

Ich möchte hier noch einen Umstand erwähnen, welcher das Verständnis der Abbildungen in SARASIN's Arbeit erschwert. Meiner Ansicht nach ist die von ihm benutzte Vergrößerung zu schwach gewesen, außerdem sind fast nirgends Zellgrenzen angegeben, obgleich dieselben nicht schwer zu erkennen sind. SARASIN hebt besonders hervor, er habe jede Schematisirung vermeiden wollen, jedoch ist dies bei einer Zeichnung ganz unmöglich (wenn man von rein histologischen Arbeiten absieht), auch ist die Darstellung der Zellen bei SARASIN in hohem Grad schematisch.

Noch einige Bemerkungen über die von mir angenommene Orientirung, welche nicht unbeträchtlich von derjenigen SARASIN's abweicht! Wie in meiner *Paludina*-Arbeit bin ich von der erwachsenen Schnecke ausgegangen. Die Kriechsohle des Fußes bezeichnet die ventrale Fläche, und die Achse derselben fällt mit der Längsachse zusammen; demnach wird ein Querschnitt senkrecht auf die Längsachse des Thieres geführt. Ein Frontalschnitt ist parallel zu dieser Längsachse und zu der Fläche der Kriechsohle gelegt, während ein sagittaler Schnitt zwar auch parallel der Längsachse, aber senkrecht zur Ebene der Kriechsohle verläuft. Dabei nimmt der Mund immer das Vorderende ein. Ich habe sämmtliche Embryonen, welche in seitlicher Ansicht dargestellt sind, dem eben aus einander gesetzten Princip gemäß orientirt. Leider habe ich diese Orientirung bei *Paludina* nur theilweise, d. h. für ältere Embryonen, welche schon die Gestalt

Digitized by Google

der ausgewachsenen Schnecke nahezu erlangt haben, durchgeführt, obgleich sie dort vielleicht noch besser am Platze gewesen wäre.

Bei frontalen Ansichten ist der Embryo mit dem Munde resp. Vorderende nach oben dargestellt. Bei Querschnitten, optischen oder wirklichen, ist der Blastoporus, oder der Fuß, stets nach unten gerichtet. Bei sagittalen und frontalen Schnitten ist dieselbe Orientirung, wie für Totopräparate gebraucht worden.

1. Furchung und Bildung der Keimblätter.

Was die eigentliche Furchung anbelangt, so habe ich den Berichten von Rabl[1] und Sarasin nichts Neues zuzufügen. Meiner Ansicht nach sind die etwas schematischen Abbildungen Rabl's (von Furchungsstadien der *Bythinia*) klarer als diejenigen von Sarasin, welche namentlich auf den vorgeschritteneren Stadien etwas unklar sind. Ich möchte hier im Gegensatz zu Sarasin betonen, dass *Bythinia* wie alle anderen darauf hin untersuchten Gasteropoden zwei Richtungskörperchen bildet.

Die Furchung von *Bythinia* verläuft ganz wie bei den meisten anderen Gasteropoden. Rabl hat den Vorgang von der theoretischen Seite schon beleuchtet.

Taf. 25 Fig. 1 giebt einen optischen Querschnitt durch die Keimkugel, welche übrigens auch auf Schnitten untersucht wurde. Die Anzahl der Ectodermzellen ist hier viel größer, als bei der Blastula von *Planorbis;* ich schätze sie mindestens auf 60. Betrachtet man dasselbe Stadium vom vegetativen Pol aus, so erkennt man sofort die vier Macromeren, welche bei allen Gasteropoden wiederkehren und die bekannte charakteristische Anordnung zeigen. Bezeichnet man sie in der Figur (Taf. 25 Fig. 2), oben anfangend, im Sinne der Drehung des Uhrzeigers, als 1, 2, 3, 4, so stoßen 1 und 3 unter Bildung einer Furche zusammen, während 2 und 4 durch 1 und 3 von einander getrennt bleiben. Der Verlauf der Entwicklung zeigt, dass 1 das spätere Oralende, 3 das Hinterende, 2 die linke, 4 die rechte Seite des Keims darstellen. Im optischen Querschnitt sind nur 2 und 4 zu sehen, während die Ectodermzellen vom vegetativen zum animalen Pol hin allmählich an Größe abnehmen.

Bis jetzt hatte man stets die 4 Macromeren in dieser Anordnung am vegetativen Pol erkennen können. Nun theilt sich die Zelle 3,

[1] C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. in: Morph. Jahrb. 5. Bd. 1879 pag. 562—660 Taf. 32—38.

Digitized by Google

und zwar in der Richtung der Längsachse (Taf. 25 Fig. 3; in der Figur ist die Kernspindel angedeutet, obgleich ich in dieser Arbeit durchaus nicht beabsichtige, auf Kerntheilungen einzugehen, da diese Frage nicht in dem Rahmen derselben liegt und *Bythinia* dafür kein sehr günstiges Object ist). Die auf diese Weise erzeugte Zelle ist die Urmesodermzelle, während die Zelle 3 als Entomesodermzelle bezeichnet werden könnte. Ganz derselbe Vorgang ist von PATTEN[1] bei *Patella* beschrieben worden. Ferner ist zu bemerken, dass die Zelle 3 sich von vorn herein durch eine geringere Menge von Dotterkörnchen auszeichnet, welche natürlich in der Urmesodermzelle noch mehr abgenommen hat.

Nun theilt sich die Urmesodermzelle von Neuem, während die 4 Macromeren, von denen die Zelle 3 die Urmesodermzelle erzeugt hat, ungetheilt bleiben. Die Theilung erfolgt aber jetzt in der Richtung der Querachse, d. h. senkrecht zu der vorhergehenden. Ich habe bloß das Stadium abgebildet, in welchem sie sich schon vollzogen hat (Taf. 25 Fig. 4), obgleich ich sie selbst mit ihren karyokinetischen Erscheinungen wiederholt beobachtet habe. Die Urmesodermzellen sind in der Abbildung der größeren Deutlichkeit halber dunkler gehalten (Fig. 4 *um*). Bald darauf rücken sie in das Innere des Eies hinein, d. h. sie kommen in die Furchungshöhle zu liegen. Gleichzeitig theilen sich alle vier Macromeren, so dass nun (Taf. 25 Fig. 5) acht Entodermzellen an den vegetativen Pol zu liegen kommen.

Von nun ab theilen sich die Urmesodermzellen und erzeugen jederseits einen Mesodermstreifen (Taf. 25 Fig. 6), während vorläufig keine anderen Veränderungen sich abspielen.

Nun bereitet sich das Ei zur Gastrulation vor, indem sich die Entodermzellen von Neuem theilen, das ganze Ei sich abplattet, und die Furchungshöhle dem entsprechend verengert wird. Fig. 7 auf Taf. 25 stellt ein derartiges Stadium von der rechten Seite vor; man kann daraus entnehmen, dass das Ei sich in die Länge gestreckt hat, was schon aus Fig. 5 ersichtlich war, und dass das Entoderm sich als ein mächtiger Ballen in die Furchungshöhle hinein wölbt. Das Mesoderm wird dadurch am hintern Pol zwischen das Ento- und das Ectoderm eingezwängt.

Vergleicht man die Keimblätterbildung der *Bythinia* mit der-

[1] W. PATTEN, The Embryology of *Patella*. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. 1885 pag. 149—174 Taf. 14—18.

Digitized by Google

jenigen anderer Gastropoden, so stellt sich heraus, dass sie ganz dieselbe ist, wie sie bei fast allen genauer untersuchten Arten beobachtet wurde. Dem von RABL[1] angeführten Verzeichnis von Formen, welche zwei Urmesodermzellen zeigen, die aus einer der Macromeren entstehen, kann man daher *Bythinia* anreihen. Neuerdings sind die Urmesodermzellen von KNIPOWITSCH[2] bei *Clione limacina*, einem Pteropoden, nachgewiesen worden, wo sie ganz in derselben Weise, wie bei *Bythinia* entstehen sollen. Auch wäre noch ein anderer Süßwasservorderkiemer, *Neritina fluviatilis*, anzuführen, da RABL die Arbeit von BLOCHMANN[3], wie schon von Anderen hervorgehoben wurde, mit Stillschweigen übergeht. Dasselbe dürfte von *Lymnaeus* gelten, so weit ich aus den Abbildungen von WOLFSON[4] schließen kann. Endlich theilt CONKLIN[5] mit, dass bei *Crepidula fornicata* das Mesoderm auch durch Theilung einer der vier Macromeren entsteht, und zwar ebenfalls von der hinteren.

Aus dieser Litteraturübersicht geht hervor, dass die Keimblätterbildung von *Paludina* ziemlich vereinzelt innerhalb der Gasteropoden dasteht. Ich will an dieser Stelle Einiges darüber nachtragen, was ich in meiner schon angeführten Arbeit nicht genug betont habe. Aus den Abbildungen von LANKESTER[6], BÜTSCHLI[7], RABL[8] und BLOCHMANN[9], sowie aus meinen eigenen Beobachtungen geht hervor, dass *Paludina* die 4 Macromeren in ihrer charakteristischen Anordnung zeigt (ich selbst habe sie wiederholt gesehen), jedoch haben

---

[1] C. RABL, Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889 pag. 113—252 Taf. 7—10.

[2] N. KNIPOWITSCH, Über die Entwicklung von *Clione limacina*. in: Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891 pag. 300—303.

[3] F. BLOCHMANN, Über die Entwicklung von *Neritina fluviatilis*. in: Zeit. Wiss. Z. 36. Bd. 1881 pag. 125—174 Taf. 6—8.

[4] W. WOLFSON, Die embryonale Entwicklung des *Lymnaeus stagnalis*. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 26 1880 pag. 79—97.

[5] E. G. CONKLIN, Preliminary Note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and *Urosalpinx cinerea*. in: J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 10 1891 pag. 89—90.

[6] E. R. LANKESTER, On the Invaginate Planula, or Diploblastic Phase of *Paludina vivipara*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15 1875 pag. 159—166. — Idem, On the Coincidence of the Blastopore and Anus in *Paludina vivipara*. ibid. Vol. 16 1876 pag. 377—385 Taf. 25.

[7] O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge: Über *Paludina vivipara*. in: Zeit. Wiss. Z. 29. Bd. 1877 pag. 216—231 Taf. 15 u. 16.

[8] C. RABL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 87. Bd. 3. Abth. 1883 pag. 1—16 Taf. 1.

[9] FR. BLOCHMANN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gasteropoden. in: Zeit. Wiss. Z. 38. Bd. 1883 pag. 392—410 Taf. 21 u. 22.

Digitized by Google

sich dieselben vor der Gastrulation schon getheilt, ohne dass man bei der Gastrula eine Spur von Mesoderm bemerken könnte; hiervon habe ich mich sowohl durch Totopräparate, welche sehr klein und durchsichtig sind, als auch durch Schnitte, welche wegen der außerordentlichen Kleinheit der Eier sehr schwierig anzufertigen sind, sicher überzeugt. Vielleicht wird es noch gelingen, an anderen Arten denselben Bildungsmodus des Mesoderms nachzuweisen: ich selbst hoffe durch Untersuchung primitiverer Formen diese Lücke auszufüllen. Gerade dieser Gedanke hat mich speciell zu vorliegender Arbeit veranlasst, da SARASIN's Darstellung und sein Leugnen eines wirklichen Mesoderms bei *Bythinia* der Vermuthung eine Stütze gab, dass diese Form hierin von anderen Gasteropoden abweichen dürfte. Übrigens werde ich später nochmals auf dieses Thema zurückkommen müssen.

2. Gastrulation.

Wir hatten das Ei der *Bythinia* auf dem Stadium verlassen, wo sich die abgeplattete Keimkugel zur Gastrulation vorbereitete (Taf. 25 Fig. 7). Es erfolgt nun die Einstülpung der Entodermzellen, wodurch eine typische Invaginations-Gastrula erzeugt wird (Taf. 25 Fig. 8). Dieselbe ist hier von der rechten Seite im sagittalen optischen Längsschnitt dargestellt. Die Abplattung der Gastrula ist sehr ausgesprochen, und die Entodermzellen stoßen in der vorderen Region fast auf das Ectoderm, so dass die Furchungshöhle nur durch einen Spalt angedeutet wird, welcher noch enger ist, als in dem Keime, welcher in Taf. 25 Fig. 7 abgebildet wurde. Weiter bemerkt man, dass die Entodermzellen die dorsale Wand des durch den weiten und sehr langen Blastoporus mit der Außenwelt communicirenden Urdarms bilden. Betrachtet man den Blastoporus von der ventralen Fläche, so zeigt dieser eine ellipsoidische Gestalt, wobei die Hauptachse der Ellipse viel länger als die andere ist. Am Hinterende des Keims wird die Mesodermzelle zwischen das Entoderm und das Ectoderm eingezwängt. Die Mesodermanlage hat etwa ein Drittel der Länge des ganzen Keims. Während sie auf dem vorhergehenden Stadium nahezu parallel der Längsachse[1] war, fängt sie bereits an, sich etwas schräg zu derselben zu stellen, wobei der Mesodermstreifen vom Hinterende nach vorn und dorsalwärts verläuft. Die

[1] Ich meine hiermit die Ebene, welche durch die Längsachse des Blastoporus gelegt ist und der späteren dorsoventralen Achse entspricht.

Digitized by Google

Urmesodermzellen, welche hier nicht mehr deutlich als solche erkennbar sind, liegen zu beiden Seiten der hinteren Urmundlippe. Die eben erwähnten Verhältnisse sind auf einem Frontalschnitt durch das hintere Drittel desselben Stadiums auf Taf. 26 Fig. 1 veranschaulicht. Jederseits ist eine Mesodermzelle (*mes*) getroffen worden, welche, zwischen Entoderm und Ectoderm eingezwängt, zu beiden Seiten des Blastoporus (*b*) in der stark verengten Furchungshöhle (*f*) liegen.

Demnach zeigt die Gastrula von *Bythinia* ganz dieselben Verhältnisse wie bei *Planorbis*. Von derjenigen der *Paludina* weicht sie nur insofern ab, als hier in der Gastrula noch kein Mesoderm vorhanden und der Größenunterschied zwischen den Ecto- und Entodermzellen weit geringer als bei *Bythinia* ist.

Eine weiter ausgebildete Gastrula ist in Taf. 25 Fig. 9 veranschaulicht. Man blickt auf einen Theil des Blastoporus (*b*), indem das Ei in eine halb quere halb frontale Lage gebracht worden ist. Der Urmund hat eine ellipsoide Form, d. h. er ist in der Mitte breit und läuft nach beiden Enden in eine Spitze aus. Das Ei selbst hat von der Fläche gesehen etwa die Gestalt einer sphärischen Pyramide mit nach vorn gerichteter Spitze. Die Ectodermzellen (*ect*) nehmen vom Urmund ab an Höhe ab, jederseits fällt eine größere Ectodermzelle (*o.v*) in die Augen, welche ein helleres Plasma und im lebenden Embryo deutliche Cilien besitzt: es sind die ersten Velarzellen. Der Blastoporus (*b*) führt in den Urdarm (*ud*). Taf. 26 Fig. 2 stellt einen Frontalschnitt durch dasselbe Stadium vor, welcher durch den Urmund (*b*) geführt worden ist. Das Urdarmlumen ist seitlich comprimirt. Um dasselbe sind die Entodermzellen (*ent*) deutlich radiär angeordnet. Die Furchungshöhle (Taf. 25 Fig. 9 *f*, Taf. 26 Fig. 2) ist, abgesehen von der Gegend jederseits des Urmundes, auf einen Spalt reducirt. Zu beiden Seiten des Blastoporus liegen die beiden Mesodermstreifen, welche eine keilförmige Gestalt besitzen, mit vom Urmunde abgewendeter Spitze. In dem Totopräparat ist jederseits innerhalb der Mesodermstreifen das Cölom (*c*) deutlich zu erkennen, während es auf dem Schnitte nur auf der linken Seite vorhanden zu sein scheint. Im Totopräparat erkennt man ferner am hinteren Ende des Urmundes (man sieht auf das Vorderende des Keimes) zwei etwas größere Mesodermzellen (*um*), welche symmetrisch zu beiden Seiten des Urmundes liegen und wohl den Urmesodermzellen oder Initialen der Mesodermstreifen entsprechen. — Vom nächsten Stadium, welches ich als **A** bezeichnet habe, gilt

Digitized by Google

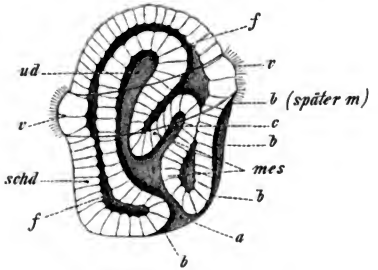
im Allgemeinen dieselbe Beschreibung (Taf. 25 Fig. 10, Taf. 26 Fig. 3). Jedoch ist das Velum bereits als ein quergerichteter Gürtel, aus zwei Zellreihen gebildet, zu erkennen, auch sind die Mesodermstreifen länger und das Cölom *c* (Taf. 26 Fig. 3) viel deutlicher geworden. Letzteres entsteht natürlich durch Auseinanderweichen des splanchnischen und des parietalen Blattes des Mesoderms. Hoch interessant ist die Gestalt des Urmundes in diesem Stadium, welches Taf. 25 Fig. 11 in seitlicher Ansicht von rechts darstellt. Der Blastoporus (*b*) erstreckt sich von der Gegend des Velums (*v.v*) als ein langer Spalt, welcher schräg zur Längsachse gerichtet ist, nach hinten. Etwa in der Mitte ist der Zusammenhang mit dem Urdarm erhalten. Taf. 26 Fig. 3, ein frontaler Schnitt durch die eben erwähnte Communication, zeigt die starke seitliche Compression des Urdarmlumens (*ud*) sowie des Blastoporus, welcher auf einen Spalt reducirt ist. Dagegen besitzt der Urdarm eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung senkrecht zur Längsachse, sowie parallel zum Urmundspalt (Taf. 25 Fig. 11, Taf. 26 Fig. 3). Außerdem hat er sich bereits etwas gekrümmt, und zwar mit der Concavität ventralwärts und nach hinten, während sein Lumen vorn und oben (Taf. 25 Fig. 11) weiter als unten und hinten ist. Von der Stelle der Communication des Urdarmes mit der Außenwelt gehen jederseits die Mesodermstreifen ab, in welchen, wie schon erwähnt wurde, das Cölom bereits sehr deutlich ist. Ihre Richtung und Ausdehnung wird durch Taf. 25 Fig. 11 veranschaulicht. Aus derselben und aus Taf. 26 Fig. 3 kann man entnehmen, dass das Mesoderm eine Neigung zeigt, sich auf der dem Urmund entgegengesetzten Seite des Urdarmes durch Auswachsen zu vereinigen. Dabei wäre zu bemerken, dass es von vorn herein am hinteren Pol und am hinteren Ende des Urmundes zusammenhängt, so dass ich nur der Bequemlichkeit halber von zwei Mesodermstreifen rede. Am hinteren Ende des Urmundes bemerkt man am Totopräparat (in seitlicher Ansicht Taf. 25 Fig. 11) eine kleine Grube, während sonst der Urmundspalt (resp. Rinne) sich nach beiden Enden hin verflacht. Diese Grube entspricht der Stelle, an welcher später der After durchbricht, während die Communication des Urdarmes mit der Außenwelt die Gegend bezeichnet, wo der Mund sich anlegt.

Ehe ich die Gastrula verlasse, scheint es mir von Interesse, die Gastrulation und den Urmund der *Bythinia* mit dem entsprechenden Vorgang und dem entsprechenden Gebilde bei *Paludina* zu vergleichen, um so mehr, als ich mir bewusst bin, dieselben in meiner

Digitized by Google

bereits citirten Arbeit nicht ausreichend berücksichtigt zu haben; auch sollen die Mesodermanlagen beider Formen verglichen werden.

Die im Holzschnitt beigegebene Figur (nach Skizzen von mir und Prof. Bütschli angefertigt) zeigt einen Embryo von *Paludina*, welcher etwa der Taf. 20 Fig. 3 meiner Abhandlung entspricht, in seitlicher Ansicht, und zwar in solcher Lage, dass man ihn mit dem entsprechenden Stadium von *Bythinia* (Stad. *A*, Taf. 25 Fig. 11) vergleichen kann. Die Gestalt des Embryos ist im Wesentlichen dieselbe, wie bei dem entsprechenden Stadium von *Bythinia*. Das Velum (*v.v*) ist ebenfalls ein schräg zur Längsachse gerichteter Gürtel, welcher auf der dem Urmund entgegengesetzten Seite die Längsachse halbirt, auf der Urmundseite dagegen etwa das vordere Viertel derselben schneidet. Gleich hinter dem Velum fängt der



Blastoporus (*b*) an und erstreckt sich als eine lange Rinne bis zum hinteren Pol, wo die Communication des Urdarmes (*ud*) mit der Außenwelt erhalten geblieben ist, und noch etwas darüber hinaus bis zu der Stelle, wo die Schalendrüse (*schd*) sich später anlegt. Ich habe gezeigt, dass, wie schon von Lankester, Bütschli und Blochmann (l. c.) behauptet worden war, die Communication einfach als After persistirt. Durch den After (*a*) gelangt man eben sowohl in den Urdarm, der gerade wie bei *Bythinia* nach der Urmundrinne zu concav gekrümmt ist, als auch in das ventral unter dem Urdarm gelegene Cölom (*c*), welches durch eine Aussackung des Urdarmes entstanden ist.

Ein Vergleich des Urmundes der *Paludina* mit dem der *Bythinia* ergiebt sofort, dass er in beiden Fällen genau dieselbe Lagerung hat, doch ist er bei *P.* etwas länger.

Bei *P.* entsteht der Mund am vorderen Ende der Urmundrinne

Digitized by Google

gleich hinter dem Velum, ebenso auch bei *B.* (Taf. 25 Fig. 13); der After in beiden Fällen am entgegengesetzten Ende. Der einzige wesentliche Unterschied ist, dass bei *P.* der Blastoporus als After erhalten bleibt, der Mund im Bereiche des Urmundes mit dem Schlunde als eine ectodermale Einstülpung neu gebildet wird, während bei *B.* umgekehrt der After im Bereiche des Urmundes secundär durchbricht und Mund und Schlund direct aus der Urmundrinne hervorgehen (obgleich der Urdarm eine Zeit lang gegen die Außenwelt sich abschließt). Vergleicht man weiter die Mesodermanlage, so ergiebt sich, dass sie in beiden Fällen vom Urmunde ausgeht; nur ist sie bei *P.* ganz ventral, bei *B.* dagegen mehr nach hinten gerichtet. Wenn auch bei *B.* keine Communication zwischen Urdarm und Cölom besteht, so erhält man doch auf einem frontalen optischen Schnitt fast genau dasselbe Bild, wie ich es für *P.* im optischen Querschnitt beschrieben habe. Auch bei *B.* macht die Mesodermanlage dann den Eindruck, als ob sie durch Abschnürung vom Urdarm entstanden wäre. Am Anfang meiner Untersuchungen wurde ich sogar durch diesen Umstand veranlasst, eine ähnliche Entstehung des Cöloms bei *B.* anzunehmen, wie ich sie bereits bei *P.* hatte kennen lernen. Ich glaube daher annehmen zu dürfen, dass das Verhalten der einen Form von dem der anderen ableitbar ist, und neige zu der Ansicht, dass *Paludina* die primitiveren Verhältnisse darbietet, aus denen dann durch immer frühere Differenzirung der Keimblätter der Bildungsmodus durch zwei Urmesodermzellen entstanden ist. Natürlich bleibt diese Anschauung vorläufig noch ganz eine Hypothese.

3. Entwicklung der äusseren Gestalt und des Darmes.

Betrachtet man das auf das Stadium *A* folgende **Stadium B,** so wird man erkennen, dass sich jetzt wichtige Veränderungen geltend machen, welche wohl dazu berechtigen dürften, von dem Keim nunmehr als Embryo zu reden. Taf. 25 Fig. 12 und 13 sowie Taf. 26 Fig. 4 stellen ein derartiges Stadium im optischen Querschnitt von der rechten Seite und auf einem Frontalschnitt vor. Der Embryo hat nicht mehr die Gestalt einer dreiseitigen sphärischen Pyramide (vergleiche Taf. 25 Fig. 12 mit Fig. 10), sondern im Allgemeinen eine eiförmige und zeigt, von der späteren Rückenfläche gesehen, das Velum als einen etwa die Mitte der Längsachse quer schneidenden Gürtel. Jederseits sind nun statt zweier Velarzellen drei viel ansehnlichere vorhanden. Das Ectoderm der in der Abbildung (Taf. 25 Fig. 12) nach oben liegenden Gegend hat im

Digitized by Google

Allgemeinen stark an Höhe abgenommen und dürfte füglich schon als ein Plattenepithel bezeichnet werden, jedoch sieht man rechts und links gleich vor dem Velum zwei in der Figur dunkler gehaltene Verdickungen des äußeren Keimblattes, welche die Anlagen der Fühler, sowie der Cerebralganglien vorstellen (*cg*), deren weitere Entwicklung aber erst bei der Beschreibung des Nervensystems behandelt werden soll. Dagegen ist das Ectoderm der postvelaren Hälfte höher als ein kubisches Epithel und bildet ein nicht sehr hohes Cylinderepithel. Auch dieses zeigt in der Mittellinie eine schwache Verdickung, welche die Anlage der Schalendrüse (*schd*) vorstellt. Dieselbe ist in der seitlichen Ansicht (Taf. 25 Fig. 13 *schd*) deutlicher.

Der Urdarm, welcher vorn abgerundet endigt, läuft nach hinten in einen Kegel aus, ebenso sein Lumen (Fig. 13). Bei seitlicher Ansicht bemerkt man ferner, dass seine bereits erwähnte Krümmung (vgl. Taf. 25 Fig. 11) stärker geworden ist. Die Urmundrinne hat bedeutend an Länge abgenommen, denn sie fängt gleich hinter dem Velum an, welches auf der ventralen Seite nach hinten gerückt ist und jetzt senkrecht zur Längsachse des Embryos denselben etwa in der Mitte umgürtet. Der in der seitlichen Ansicht veranschaulichte Embryo ist etwas jünger als der in Fig. 12 abgebildete, so dass man jederseits nur 2 Velarzellen sehen kann. Die Urmundrinne hat sich jedoch beträchtlich vertieft und das Ectoderm, welches ihren Boden bildet, stark verdickt. Diese Verdickung (auch in Fig. 12 zu sehen) bezeichnet die Anlage der Mundmasse und des Schlundes (*m*). Legt man eine Frontalschnittserie durch die Stelle (Taf. 26 Fig. 4), so kann man sich davon überzeugen, dass die Verbindung des Urdarmes (*ud*) mit der Außenwelt nicht mehr existirt, mit anderen Worten: der Urdarm hat sich abgeschlossen, und es giebt keinen Blastoporus mehr, wenn man darunter eine Öffnung meint; wohl aber bleibt etwa die Hälfte der Rinne als solche erhalten, und zwar gerade an der Stelle, wo früher die Communication des Urdarmes mit der Außenwelt bestand. Taf. 25 Fig. 4 zeigt auch, dass die Mundanlage unmittelbar auf das Entoderm stößt, ja sich sogar ein Stück weit in die Urdarmwand hineinsenkt. Aus dem Frontalschnitt ist ferner zu entnehmen, dass das Lumen des Urdarmes (*ud*) an Höhe ab-, an Breite zugenommen hat.

Stadium C zeigt weitere Fortschritte in der Ausbildung der Cerebralganglien, Fühler und Schalendrüsenanlagen (Taf. 25 Fig. 14 und 15). Die Schalendrüse ist schon etwas nach links verschoben

Digitized by Google

(Fig. 14), wodurch sich die erste Spur der nun sich ausbildenden Asymmetrie documentirt. Die Velarzellen (*v.v*) enthalten jetzt ihre charakteristischen Einschlüsse, auf welche ich später zurückkommen will. Das Velarfeld (Fig. 15) hat sich noch weiter nach vorn verschoben; zu beiden Seiten und dorsalwärts vom Mund ragen die Fühleranlagen als Buckel (*fü*) darin hervor, während der Rand des Velarfeldes dorsalwärts vom Mund, d. h. unmittelbar über ihm von zwei großen in die Augen springenden Zellen (*v*) gebildet wird (Taf. 25 Fig. 14). Jetzt kann man auch bei seitlicher Ansicht (Fig. 15) die Anlage des Fußes als eine Verdickung des äußeren Keimblattes ventral und nach hinten vom Mund bemerken. Die Schalendrüsenanlage (*schd*) befindet sich nun dem Munde (*m*) diametral gegenüber. Der Urdarm steht beinahe senkrecht zu der durch Mund und Schalendrüse horizontal geführten Schnittebene. In seitlicher Ansicht (Taf. 25 Fig. 15) nimmt sein Lumen in dorsoventraler Richtung stetig ab, auch ist die Krümmung verschwunden, wie der Vergleich mit Fig. 13 lehrt. Ein Frontalschnitt (Taf. 26 Fig. 5) durch Mund und Schalendrüse zeigt ferner, dass die Gestalt seines Lumens sich weiter verändert hat, indem es von vorn nach hinten abgeplattet und nach den Seiten hin lang gestreckt erscheint. Auf demselben Frontalschnitt bilden die Schalendrüsenzellen ein hohes Cylinderepithel, welches, wenn es etwas flach getroffen ist, leicht die Vorstellung eines mehrschichtigen Epithels erwecken könnte; dieses kommt aber weder bei *Bythinia* noch bei *Paludina* vor. Die Anlage des Schlundes und der Mundmasse (*m*) springt jetzt ventralwärts noch stärker in die Wand des Urdarmes hinein. — Während bisher der Embryo nur unbedeutend, wenn überhaupt, an Größe zugenommen hat, so zeigt schon **Stadium D** eine nicht unerhebliche Größenzunahme. Betrachtet man dasselbe in seitlicher und in ventraler Ansicht (Taf. 25 Fig. 16 u. 17), so erkennt man, dass der Embryo sich nach allen drei Richtungen des Raumes hin vergrößert hat. Das Velarfeld (Fig. 17 *v.v*) besitzt eine mächtige Ausdehnung. Ich will gleich bemerken, dass Sarasin's Schilderung desselben nicht ganz zutreffend ist, und dass es einen continuirlichen Rand besitzt, an dessen oralem Theil rechts und links die Fühleranlagen (*fü*) hervorspringen, ohne jedoch eigentlich den Verlauf des Velarrandes zu unterbrechen. Ich werde daher von dem Sarasin'schen Ausdruck Ansa absehen, um so mehr als ich nicht mit ihm in der Beurtheilung der Function der Velarzellen übereinstimme, wie später aus einander gesetzt werden soll. Die Anlage des Schlundes und der Mundmasse zeigt ventralwärts

Digitized by Google

eine Verdickung, den Anfang der Radulatasche (Taf. 25 Fig. 17). Der Urdarm (*ud*) selbst hat eine etwa birnförmige Gestalt, mit etwas nach hinten und ventralwärts gerichteter Spitze; dieselbe lässt den eigentlichen Darm, d. h. Magen, Enddarm (wenn man bei Mollusken überhaupt von einem solchen sprechen kann) und den hinteren Leberschlauch aus sich hervorgehen, während der weitaus größere Theil des Urdarmes später den mächtigen vorderen Leberschlauch bildet. Weiter hat sich die Schalendrüse (Fig. 16 u. 17 *schd*) eingestülpt, und ihre Zellen scheiden bereits die Schale als ein feines Häutchen ab. Bei ventraler Ansicht (Fig. 16) fallen zwei weitere Veränderungen auf, welche ich hier nur erwähnen will, da sie noch ausführlicher besprochen werden sollen: die Cerebralganglien (*cg*) haben sich von dem ectodermalen Mutterboden abgelöst, und der Ausführgang der Urnieren (*u*) ist als eine ectodermale Einstülpung auf beiden Seiten am hinteren Velarrande und ventralwärts davon entstanden.

Das folgende **Stadium E** würde dem jüngsten von SARASIN in toto abgebildeten Embryo entsprechen[1] und wird von mir nur im Querschnitt dargestellt (Taf. 26 Fig. 7), und zwar ist nur die rechte Hälfte des Schnittes gezeichnet, da die linke derselben nahezu spiegelbildlich ähnlich ist. Der Schnitt soll hauptsächlich dazu dienen, die Sonderung von Leber und Magen aus der Urdarmanlage zu illustriren. In der oberen Hälfte des Schnittes erkennt man die mächtigen Leberzellen (*l*), welche sich nur durch ihre Deutolecitheinschlüsse von den Urdarmzellen der früheren Stadien unterscheiden, während in der unteren Hälfte die Magenwandzellen (*ma*) ein hohes Cylinderepithel ohne Einschlüsse bilden. Vergleicht man die Deutolecithtropfen mit den Einschlüssen der Velarzellen, so wird man durch ihre Ähnlichkeit überrascht. Beide machen ganz den Eindruck einer geronnenen Flüssigkeit und unterscheiden sich nur durch die relative Größe der Velareinschlüsse; die Concremente, welche SARASIN in diesen beschrieb, halte ich für dichtere Flüssigkeitsgerinnsel und sehe sie in den Leberzellen ebenfalls. Auch bei *Paludina* zeigen Leber und Velarzellen ähnliche Flüssigkeitseinschlüsse, und da sowohl bei *Bythinia* (wie die Folge zeigen wird), als auch bei *Paludina* ein echtes inneres Urnierenpaar vorhanden ist, so möchte ich die erwähnten Velareinschlüsse wie die Lebereinschlüsse für Reservestoffe ansprechen, welche bei der Resorption der

[1] Wenn ich von seiner Figur 118 absehe.

Digitized by Google

Velarzellen wieder in Fluss gebracht und als Baumaterialien benutzt werden.

Ehe ich weiter gehe, will ich kurz die Angaben Sarasin's über die eben besprochenen Stadien mit den meinigen vergleichen, da dieselben stark von einander abweichen. Mein Stadium *A* dürfte der Sarasin'schen Pseudokeimkugel, *B* und *C* seiner Pseudogastrula, entsprechen[1]. Wenn auch Sarasin das Mesoderm noch vor der Gastrulation auf Schnitten richtig erkannt hat, so hat er doch weder dessen Ursprung, noch dessen weitere Entwicklung durchschaut. Er lässt es in der Pseudoblastula mit dem Ectoderm »eine einzige vielkernige Lage« bilden. Den engen Urmundspalt hat er übersehen, sowie auch die Urmundrinne und das Velum, dagegen glaubte er dieses an der echten Keimkugel nachgewiesen zu haben, was mir nicht gelungen ist. Weiter lässt er die Urdarmhöhle nach dem Pseudokeimkugel-Stadium verschwinden und hat sie bei der Pseudogastrula ganz vermisst. Mir scheinen nun beide Namen, Pseudoblastula und Pseudogastrula, überflüssig; sie würden etwaige Verwirrungen nur fördern, nicht abschaffen. Während Sarasin diese Stadien nur auf Schnitten von der echten Blastula und Gastrula unterscheiden konnte, ist es wirklich ganz leicht, mit einer guten Lupe die gefärbten und aufgehellten Stadien zu erkennen, wie dies mir stets möglich war. Ich muss zugeben, dass bei *Bythinia* der Urmund gegen den Urdarm sich wirklich abschließt, was bei *Paludina*, trotz der gegentheiligen Vermuthungen und Behauptungen, nicht der Fall ist. Jedoch sind die Beziehungen von Mund- und Afteranlage zur Urmundrinne so interessant, dass sie wohl eine besondere Besprechung verdienten. Sarasin beschreibt ferner eine ectodermale Entstehung des Enddarmes, während ich dieselbe sowohl für *P.* als auch für *B.* entschieden in Abrede stellen muss. Die Abwesenheit eines ectodermalen Enddarmes oder Proctodäums ist sicherlich für die Mollusken charakteristisch und bildet einen Fingerzeig für ihre nahe Verwandtschaft mit den Plattwürmern, welche überhaupt keinen After besitzen, wenn man die Nemertinen nicht zu den Plathelminthen stellt. Das Persistiren des Urmundes als After bei *Paludina* und die eben besprochenen Beziehungen von Mund und After zum Blastoporus bei *Bythinia*, sowie das Verhalten von *Planorbis*, welches jedenfalls dem von *B.* entsprechen dürfte, bestätigen die Annahme, dass man bei den Mollusken, wie bei verschiedenen

[1] L. c. Taf. 1 Fig. 21.

Digitized by Google

anderen Ordnungen des Thierreichs, Mund und After als aus der Urmundrinne hervorgegangene Bildungen sich zu denken hat.

Ich habe bereits erwähnt, dass schon auf dem Stadium *C* die Schalendrüse eine Verschiebung nach links erfahren hat; diese hat auf dem Stadium *D* zugenommen; auf dem Stadium *E* befindet sich die Schalendrüse mit der bereits abgesonderten Schale (*sch*) ganz auf der linken Seite des Hinterendes, wie ein Querschnitt (Taf. 26 Fig. 8) zeigt. Derselbe Querschnitt veranschaulicht die Bildung des vorderen (*lv*) und hinteren Leberschlauchs (*lh*) sowie des Magens *m*, welche, wie schon aus einander gesetzt wurde, mit dem Endabschnitt des Darmes aus dem Urdarm hervorgehen.

Das **Stadium F** (Taf. 25 Fig. 18), welches in toto von der rechten Seite dargestellt ist, giebt eine sehr gute Vorstellung von allen diesen Verhältnissen. Der Embryo hat sich bedeutend in die Länge gestreckt, der Fuß springt stärker vor, und die Ectodermverdickung seiner Anlage ist schon auf dem Stadium *D* verstrichen. Die Schalendrüse mit der Schale liegt ganz auf der linken Seite; ihre vordere Grenze ist in *schd*[1] schwach angegeben. Die Schlundanlage ist in ein langes Rohr (*ö*) ausgewachsen, deren Lumen jetzt in offener Verbindung mit dem Magen (*ma*) steht, während an der ventralen Seite der Mundmasse die Radulatasche als eine Ausstülpung des Schlundrohrs deutlich zu erkennen ist. Von dem Magen aus gelangt man durch zwei weite Öffnungen in den vorderen (*lv*) und hinteren (*lh*) Leberschlauch. Enddarm und After (*b*) liegen bei dieser Ansicht rechts, nicht weit vom Hinterende, jedoch ist der After noch nicht vollständig durchgebrochen; eine außerordentlich feine Ectodermschicht verschließt noch den postgastralen Abschnitt des Darmes. Auch ist schon die Lage des Velarfeldes von der sich stärker ausbildenden Asymmetrie beeinflusst worden, indem es ebenfalls mehr auf die linke Seite rückt. Ein wenig älteres Stadium, **G**, etwas von der rechten Seite und von der ventralen Fläche gesehen (Taf. 25 Fig. 19), veranschaulicht nochmals die Topographie der vom Urdarm abstammenden Organe.

Der schon besprochene Querschnitt durch das Stadium *E* (Taf. 26 Fig. 8), ein Querschnitt durch Stadium F (Fig. 9), und zwei Querschnitte durch Stadium G (Fig. 10 u. 11) zeigen die Ausbildung der Schale (*sch*), des Schalenfalzes (*schf*), von welchem ich bereits bei *Paludina* gesprochen habe, und des Mantelwulstes (*mw*). Es lässt sich daraus entnehmen, dass die Schale allmählich ein viel größeres Areal des Hinterendes bedeckt.

Digitized by Google

Das folgende **Stadium H** zeigt die Bildung der Mantel- oder Kiemenhöhle, welche wie bei *Paludina* durch Wachsthum des Mantelrandes zu Stande kommt. Fig. 20 auf Taf. 25 zeigt ein solches Stadium von der rechten Seite, an welchem zunächst die Verschiebung des Velarfeldes (*v.v.*) nach links zu sehen ist, auf welche schon SARASIN aufmerksam machte. Weiter wäre noch die Anlage des Deckels (*d*) zu erwähnen, welcher bekanntlich von einer Deckelschalendrüse, genau so wie die Schale, gebildet wird. Die Mantelhöhle (*mh*) liegt ganz auf der rechten Seite und wird durch Hervorwölben des Mantelwulstes, welcher von hinten nach vorn auswächst, gebildet. Wie bei *Paludina* kommt der After auf ihren Boden zu liegen, indem der Mantelwulst jene Gegend der Bauchfläche zuerst überwölbt, auf welcher der After nun nach außen mündet. Ich stellte auf Schnitten fest, dass schon auf diesem Stadium der After durchgebrochen ist. Nun nähert sich die Gestalt des Embryos immer mehr derjenigen des ausgewachsenen Thieres, wie **Stadium I** (Taf. 25 Fig. 22) lehrt. Das Velarfeld ist ganz auf die linke Seite gerückt, und in *v* sieht man die Stelle, welche der rechten Ansa SARASIN's entspricht, in der Mittellinie des Rückens liegen. Am Rande des Feldes springen die Tentakel als Kegel hervor. Der Fuß (*fu*) plattet sich schon zur Kriechsohle ab und zeigt auf der dorsalen und hinteren Fläche den Deckel (*d*). Der Eingeweidesack ragt deutlich auf der linken Seite hervor und ist ganz von der Schale (*sch*) geschützt. Der Ösophagus hat eine sehr ansehnliche Länge erreicht und führt ziemlich weit dorsal und am Hinterende, an der mit *x* bezeichneten Stelle, in den Magen (*ma*). Die mächtige Leber nimmt mit ihren beiden Schläuchen, von denen der ansehnlichere vordere sich bereits in zwei theilt, die ganze Länge des Thieres ein. Auch die Mantelhöhle, an deren Boden der After (*a*) ausmündet, ist viel ansehnlicher geworden und zeigt inwendig die Anlagen der Kieme (*k*) und des Osphradiums (SPENGEL'schen Organs, *sp*) als Hervorwulstungen ihrer ectodermalen Wand. Taf. 25 Fig. 21, **Stadium K**, giebt eine Ansicht des beschalten Hinterendes von vorn, woraus die gegenseitige Lage der besprochenen Organe deutlich hervorgeht. Die dorsale Hälfte des Präparats wird fast ganz von der Mantelhöhle (*mh*) in Anspruch genommen; etwa in der Mittellinie zieht der Kiemenwulst (*k*), in welchem schon einzelne Plättchen deutlich werden, parallel zum oberen Rande der Höhle hin; links, und vor demselben ragt das Osphradium (*sp*) als ein mächtiger Wulst hervor. Der Magen (*ma*) liegt links unten und verlängert sich in den schräg nach rechts und

Digitized by Google

dorsalwärts ziehenden Enddarm, welcher ganz rechts durch den After (*a*) in die Mantelhöhle mündet. Rechts und ventral liegt die Leber (*l*).

Endlich zeigt Taf. 25 Fig. 23 den ältesten von mir in dieser Arbeit berücksichtigten Embryo (**Stadium M**) von der linken Seite. Der Embryo hat sich bereits in die Schale (*sch*) zurückgezogen. Die Tentakel (*fü*) sind deutlich als solche erkennbar und tragen an ihrer Basis die Augen (*au*), innerhalb welcher die Linse (*li*) zu sehen ist. Die Mantelhöhle (*mh*) erstreckt sich bis etwa in die Mitte der Schale. In ihr zieht die Kieme (*k*), welche in zahlreiche Blättchen zerfallen ist, von vorn nach hinten in einem dorsalwärts convexen Bogen bis zur Leber hin. Ventralwärts und links von der Kieme sitzt das Osphradium (*sp*) an der inneren Kiemenhöhlenwand.

Der ganze hintere Theil der Schale wird von der Leber ausgefüllt, welche in drei Lappen l^1, l^2, l^3 zerfallen ist, und nur den dorsalen Theil für den Magen (*ma*) frei lässt; *x* ist der optische Querschnitt des Ösophagus, während dorsal und ganz auf der rechten Seite der After (*a*) in die Mantelhöhle (*mh*) mündet. Weiter wäre noch ein bis jetzt nicht besprochenes Organ, das Nuchal- oder Embryonalherz (*eh*) zu erwähnen, welches in der Figur zwischen Osphradium und Kieme durchschimmert.

Das Nackenherz entsteht als eine ectodermale Blase auf der rechten Seite des Embryos in der hinteren Leibeshälfte auf dem Stadium *G* und ist in Taf. 26 Fig. 10 und 12 *eh* auf Querschnitten veranschaulicht. Fig. 12, dem Stadium *I* entnommen, lehrt, dass es sich jetzt innerhalb der Mantelhöhle befindet. Auf dem Stadium *M* wird es von zahlreichen senkrecht zur Längsachse gerichteten spindelförmigen Muskelzellen durchsetzt, welche die Contractionen ausführen. Das Embryonalherz ist von SARASIN beschrieben und auch auf Schnitten richtig abgebildet worden, jedoch war es ihm selbst zweifelhaft, ob das, was er auf Schnitten dafür hielt, wirklich diesem Gebilde entspräche. Ein Embryonalherz in der Nackengegend kommt bei zahlreichen marinen Vorderkiemern vor.

Ein Vergleich der eben aus einander gesetzten Vorgänge mit den entsprechenden bei *Paludina* ergiebt nur unwesentliche Unterschiede. Die Bildung der verschiedenen Abschnitte des Darmes ist in beiden Fällen principiell dieselbe, nur hat bei *Bythinia* der Mund mehr als der After seine Beziehungen zum Blastoporus beibehalten, während das umgekehrte Verhalten bei *Paludina* beobachtet wurde. Sonst

Digitized by Google

wäre nur noch die mächtigere Ausdehnung des Velarfeldes bei *Bythinia* hervorzuheben, welches eben desshalb von der sich ausbildenden Asymmetrie in seiner Lage stärker beeinflusst wird. Ich habe schon aus einander gesetzt, warum ich im Gegensatze zu SARASIN den Velarzellen keine excretorische Function zuschreibe, da, wie der Abschnitt über die Urniere zeigen wird, dieselbe in keinem Zusammenhang mit dem Velum steht. Will man mit SARASIN die Zellen der Ansa den eigenthümlichen Velarzellen der Süßwasserpulmonaten, und diese mit BÜTSCHLI[1] und FOL[2] den Velarzellen der marinen Gasteropoden gleichsetzen, welchen BOBRETZKY[3] die Function einer äußeren Urniere zuschrieb, so dürfte dies nur aus morphologischen, nicht aus physiologischen Gründen geschehen. Ich glaube mit RABL[4], dass diese Zellen nichts weiter als Velarzellen sind, und stütze mich dabei auf eigene Beobachtungen an ganzen gefärbten und aufgehellten Embryonen, sowie an Schnitten von *Paludina*, *Bythinia* und *Planorbis*. Über die äußeren Urnieren der marinen Formen kann ich vorläufig kein Urtheil abgeben, da ich dieselben noch nicht untersucht habe; ich erlaube mir bloß die Vermuthung auszusprechen, dass auch diese, wie schon RABL behauptet hat, nur Velarzellen sind. Diese Vermuthung stütze ich dadurch, dass ich an einer freischwimmenden, offenbar zu einer (nicht näher bestimmbaren) Gasteropodenart gehörigen Larve am lebenden Präparate deutliche innere Urnieren beobachtet habe, auf deren Bau ich in dem Abschnitte über die Urniere (pag. 397) zurückkommen werde. Ich habe die damals am Canal (in Calvados) angefertigte Skizze mit Abbildungen verglichen und gefunden, dass sie eine große Ähnlichkeit mit den von SELENKA[5] beschriebenen Larven von *Tergipes claviger* zeigte.

Was die Entwicklung der Mantelhöhle anbelangt, so verdient hervorgehoben zu werden, dass ihre erste Anlage von vorn herein auf der rechten Seite liegt und ganz einheitlich ist; die Gründe für diese Abweichung von *Paludina* sollen im Abschnitt über die Entwicklung der Niere (pag. 400) aus einander gesetzt werden.

---

[1] O. BÜTSCHLI, l. c.

[2] H. FOL, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. in: Arch. Z. Expér. Tome 8 1880 pag. 103—232 Taf. 9—18.

[3] N. BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gasteropoden. in: Arch. Mikr. Anat. 13. Bd. 1877 pag. 95—169 Taf. 8—13.

[4] C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. in: Morph. Jahrb 5. Bd. 1879 pag. 562—660 Taf. 32—38.

[5] E. SELENKA, Entwicklung von *Tergipes claviger*. in: Niederländ. Arch. Z. 1. Bd. 1871 pag. 1—10 Taf. 1 u. 2.

Digitized by Google

4. Entwicklung des Mesoderms und seiner Derivate.

Wir hatten das Mesoderm auf dem Stadium *A* verlassen, wo es in Taf. 25 Fig. 10 zwei an ihrer Basis zusammenhängende Cölomsäcke bildete, deren seitliche Ansicht in Fig. 11 veranschaulicht wurde[1]. Stadium *B* zeigt schon in verschiedenen Richtungen Fortschritte, indem die Cölomsäcke (Taf. 25 Fig. 12) noch stärker ausgewachsen sind und eine sehr deutliche Cölomhöhle erkennen lassen (Taf. 26 Fig. 4 *cc*). Querschnittserien lehren, dass die bislang in der dorsalen Mittellinie getrennten Mesodermanlagen sich vereinigt haben.

In Stadium *C* haben sich die Cölomsäcke in dieser Gegend bereits aufgelöst (Taf. 25 Fig. 14 und Taf. 26 Fig. 5), während das Cölom zu beiden Seiten des Mundes (*m*) noch deutlich sichtbar bleibt (Taf. 25 Fig. 15). Auch nehmen die Mesodermzellen schon die Spindelgestalt an, und legt sich das parietale Blatt dicht an das Ectoderm, das splanchnische an die Wand des Schlundes und des Urdarmes an. Diese Gestaltsveränderung der Zellen betrifft zunächst nur die Gegend, welche dorsal von der Mundanlage liegt (Taf. 26 Fig. 5). Darauf nimmt eine immer größere Anzahl von Mesodermzellen die Spindelgestalt an, wie Stadium *D* (Taf. 25 Fig. 17) zeigt, doch geschieht dies nur in der vorderen ventralen Gegend, wo die Spindelzellen eine dem Ectoderm anliegende, mehrere Lagen dicke Schicht bilden, indem sie zwischen dieser und dem Urdarm einen Raum zur Bildung des Ursinus (*si*) frei lassen. Dieser Sinus entspricht dem vorderen Ursinus von *Paludina* und führt wie dieser Pulsationen aus. Auf dem nächstfolgenden Stadium *E* haben fast alle Mesodermzellen die Spindelgestalt angenommen und durchsetzen ganz unregelmäßig den Raum zwischen Ectoderm und Darm (Taf. 26 Fig. 8). Auf dem Stadium *D* dagegen bildet das Mesoderm eine starke Anhäufung von unregelmäßig polygonalen Zellen kurz vor dem nach abwärts gerichteten verdünnten Ende des Urdarmes (*e*) (Taf. 25 Fig. 17 und Taf. 26 Fig. 6). In dem Querschnitt Fig. 6 bemerkt man in der Anhäufung auf beiden Seiten noch die Cölomhöhle, während auf der linken Seite die Mesodermzellen dorsalwärts von dem Cölomsack sich abzulösen anfangen.

a. Urnieren.

Eben an dieser Stelle findet die Anlage des secernirenden Theiles der Urniere aus Mesodermzellen statt, und zwar schon auf dem

[1] Wie schon erwähnt wurde (pag. 384), ist die Cölomanlage eine einheitliche unpaare Bildung wie bei *Paludina*.

Digitized by Google

Stadium *C*. Das anfangs solide Häufchen von Mesodermzellen bildet wie bei *Paludina* ein Lumen in seinem Innern aus und setzt sich (Taf. 26 Fig. 5 *u*) mit dem durch Einstülpung des Ectoderms entstandenen Ausführgang in Verbindung. Damit ist die Urniere fertig; sie bildet jederseits im Embryo eine Röhre, deren proximales Ende mesodermaler Herkunft ist, während der größere distale Theil, oder Ausführgang, ectodermal ist. Wie bei *Paludina* ist die Röhre hier von vorn nach hinten gerichtet und mündet ventralwärts vom Rande des Velarfeldes aus (Taf. 25 Fig. 16 *u.u*). Die Ausführöffnung ist also einfach, nicht doppelt, wie SARASIN aus seinen Schnittserien geschlossen hat, und ist schon auf Totopräparaten, natürlich auch auf Schnitten, deutlich als solche zu erkennen (Taf. 26 Fig. 7 *u*). Eben so wenig wie bei *Paludina* konnte ich eine innere Öffnung auf Schnitten nachweisen, auch an Totopräparaten vermochte ich nichts davon zu sehen. Das innere Ende der Urnieren wird von größeren Mesodermzellen, welche sich weniger intensiv als die übrigen färben, gebildet. Aufhängezellen, wie ich sie bei *Paludina* beschrieb, habe ich hier nicht beobachtet. — Die Urniere erreicht im Laufe der Entwicklung keine höhere Ausbildung, als die eben beschriebene, obgleich noch auf Stadium *I* der ausführende Theil beiderseits deutlich erhalten ist. Ihr inneres Ende scheint sehr bald nach Stadium *E* rückgebildet zu werden.

Bei *Paludina* weicht die Entstehung der Urniere in so fern von der eben aus einander gesetzten ab, als die rein mesodermal angelegte Urniere das Ectoderm durchbricht und auf diese Weise eine Öffnung nach außen erhält; jedoch bildet sich später, wie ich hier nachtragen will, eine kurze Einstülpung des Ectoderms, wodurch die Mündung an das innere Ende einer kurzen ectodermalen Röhre zu liegen kommt. Welcher Modus von beiden der primitivere ist, vermag ich augenblicklich nicht anzugeben. In meiner *Paludina*-arbeit hatte ich hervorgehoben, dass, wenn bei dieser Form keine innere Öffnung der Niere vorhanden wäre, dieser Umstand an das Verhalten der Endigungen des Excretionssystems der Plattwürmer erinnern würde. *Bythinia* erscheint als eine weitere Stütze für diese Behauptung. Sollte wirklich allen Prosobranchiaten eine innere Öffnung der Urniere abgehen? FOL[1], DE MEURON[2] und SARASIN[3] haben

[1] Loc. cit.

[2] P. DE MEURON, Sur les organes rénaux des embryons d'*Helix*. in: Compt. Rend. Tome 98 1884 pag. 693.

[3] P. & F. SARASIN, Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltonii* Reeve. in: Ergebn. Nat. Forsch. Ceylon 1. Bd. 1888 pag. 33—69 Taf. 6—8.

Digitized by Google

eine innere Ausmündung der Urniere für die Pulmonaten beansprucht, während Bütschli[1] dieselbe nicht nachweisen konnte und Rabl[2] ihre Existenz für *Planorbis* in Abrede stellte. Ich selbst habe *Planorbis* in toto und auf Schnitten untersucht und in einer vorläufigen Mittheilung[3] erwähnt, dass eine innere Mündung wirklich besteht und nicht terminal, wie bis jetzt angenommen wurde, sondern etwas seitlich von dem proximalen Ende der Urniere liegt, welches von dem schon durch Fol beschriebenen Zellhaufen bedeckt wird. Sicherlich wäre es wünschenswerth, die Urniere der marinen Prosobranchier genauer zu untersuchen, doch will ich gleich erwähnen, dass die von mir skizzirte Urniere der nicht näher bestimmten beschalten Gasteropodenlarve genau dieselbe Gestalt, wie diejenige der Süßwasserpulmonaten zeigt. Ich vermuthe daher, dass bei derselben eine innere und äußere Mündung vorhanden war, jedoch habe ich damals keine Beobachtungen darüber gemacht, da ich mit der Untersuchung von Infusorien beschäftigt und in der Entwicklungsgeschichte der Gastropoden noch ganz unbewandert war. Ich hoffe bald Weiteres in Bezug auf diesen Punkt mittheilen zu können.

b. Herzbeutel und Niere.

Wie bei *Paludina* sind die gegenseitigen Beziehungen dieser beiden Organe so innig, dass sie nur im Zusammenhange besprochen werden können.

Wir hatten gesehen, dass bei Stadium *D* das Mesoderm in der Gegend vor der eigentlichen Darmanlage eine mächtige Anhäufung bildete (Taf. 26 Fig. 6), in welcher auf beiden Seiten die Cölomhöhle (*c*) zu erkennen war. Diese Anhäufung ist die gemeinsame Anlage von Herzbeutel und Niere. Während dieselbe hier eine medial-ventrale Lagerung und eine große Ausdehnung besitzt, so wird sie auf dem folgenden Stadium *E* in ihrer Ausdehnung sehr reducirt, da jetzt die Auflösung des Mesoderms stark zugenommen hat, und die Herzbeutelnierenanlage (Taf. 26 Fig. 8 *n*) ist in Folge der sich ausbildenden Asymmetrie bereits auf die rechte Seite gerückt. Außerdem ergiebt die Untersuchung von aufgehellten Totopräparaten und von Schnittserien, dass die Anlage mehr und mehr dem Hinterende sich nähert. — Auf Stadium *E* ist noch kein Lumen in der Anlage

[1] Loc. cit.
[2] Loc. cit.
[3] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Vorl. Mitth. 2. Theil. in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 280—283.

Digitized by Google

zu sehen, aber schon auf *F* habe ich es beobachtet, und zwar scheint es mir von vorn herein doppelt zu sein (Taf. 26 Fig. 9 *n*). Das mehr dorsalwärts und nach vorn gelegene Lumen ist sehr deutlich, während das andere zuerst außerordentlich fein auftritt.

Das folgende Stadium *G* giebt Aufschluss über Wesen und Bedeutung dieser Lumina, während Taf. 25 Fig. 18 (Stad. *F*) die noch einheitliche Herzbeutel-Nierenanlage im ganzen aufgehellten Embryo zeigt. Taf. 25 Fig. 19 zeigt die Herzbeutel-Nierenanlage in situ. Dieselbe hat sich bereits in der Mitte eingeschnürt. Das vordere Lumen (*p*) ist rundlich und entspricht der Herzbeutelhöhle, während das hintere (*ni*) mehr langgezogen und halbmondförmig gekrümmt ist; es entspricht dem Lumen der dauernden Niere.

Die Richtigkeit dieser Darstellung wird durch Schnittserien belegt, wie die zwei Querschnitte Taf. 26 Fig. 10 und 11 lehren. Diese sind einer und derselben Serie entnommen. Der vorderste (Fig. 10) ist durch das Pericardlumen geführt und zeigt die Herzbeutelanlage (*p*) dicht gegen den Enddarm (*e*) gepresst, und zwar darüber gelegen. Die Herzbeutelwand ist bedeutend dünner als die Nierenwand, wie der weiter hinten geführte Schnitt 11 beweist, auf dem die Niere (*ni*) durchschnitten ist; diese liegt ebenfalls dorsal vom Enddarm. Stadium *H* (Taf. 25 Fig. 20, Ansicht von der rechten Seite) illustrirt die Verschiebung in der Lage von Niere und Herzbeutel, welche in Folge der sich ausbildenden Asymmetrie sich jetzt dorsal vom Enddarm befinden, während der bei Stadium *D* beschriebene Zellhaufen, aus dem beide Organe hervorgegangen sind, ventral und in der Mittellinie lag. Herzbeutel und Niere machen daher dieselbe Wanderung bei *Bythinia*, wie bei der ebenfalls rechts gewundenen *Paludina* durch.

Waren bis jetzt Herzbeutel und Niere am ganzen Embryo am besten von der rechten Seite zu sehen, so ändert sich dies bei Stadium *I*, auf welchem beide Organe in einer Ansicht von links dargestellt sind (Taf. 25 Fig. 22). Das Pericard (*p*) hat jetzt eine größere Ausdehnung als die Niere (*ni*), während auf Stad. *H* beide noch ziemlich gleich groß waren. Weiter ist noch zu bemerken, dass beide Organe ganz am Hinterende liegen, und dass die Niere nach vorn auf den Boden der Mantelhöhle (*mh*) stößt.

Bis zum Stadium *H* inclusive ist es mir nicht gelungen, eine Communication des Nierenlumens mit dem Herzbeutel oder mit der Niere nachzuweisen. Beide sind aber auf Stadium *K* (Taf. 25 Fig. 21) am Totopräparat zu erkennen. Entfernt man die vordere Hälfte des Embryos und blickt auf die Schnittfläche des beschalten Hinterendes, so erkennt

Digitized by Google

man die Niere (*ni*) am hinteren Boden der Mantelhöhle (*mh*). Sie besitzt eine sehr merkwürdige Gestalt. Ihr Lumen erinnert jetzt an dasjenige eines T-förmig durchbohrten Hahnes. Der eine Schenkel desselben (*fd*) ist nach oben gerichtet und endigt blind, er stellt den Fundus der Niere vor; auch ist hier das Epithel der Nierenwand am dicksten. Der rechte Schenkel steht nahezu senkrecht auf demjenigen des Fundus und ist demgemäß horizontal gerichtet; er öffnet sich in die Mantelhöhle und entspricht folglich dem Ureter. Der dritte Schenkel (*pe*) endlich zieht schräg nach unten und links und öffnet sich in den Herzbeutel (*p*), welcher auf der linken Seite liegt und jetzt mehr als doppelt so groß wie die Niere (*ni*) ist.

Die Mündung der Niere (*ni*) in die Mantelhöhle (*mh*) ließ sich bereits auf Schnitten bei Stadium *K* constatiren und ist auf Taf. 26 Fig. 13 nach einem sagittalen Schnitt dargestellt (*nr*). Diejenige der Niere (*ni*) in den Herzbeutel (*p*) auf Stadium *I* (*pe*), welches nur unbedeutend jünger als *K* ist, wurde in Taf. 26 Fig. 15 nach einem Schrägschnitt dargestellt. Endlich zeigt Stadium *M* (Taf. 25 Fig. 23), wie ich glaube, die definitiven Lagerungsbeziehungen von Kieme (*k*), Spengel'schem Organ (*sp*), Niere (*ni*), Herzbeutel (*p*) und den übrigen Eingeweiden. Auf weitere Details des Baues der Niere und ihres Ausführgangs will ich hier nicht eingehen, da sie eine Untersuchung des ausgewachsenen Thieres erfordern würde, für welche ich augenblicklich weder Zeit noch Material besitze.

Sarasin hat die Anlagen von Niere und Herzbeutel richtig erkannt, giebt aber für jene einen ectodermalen Ursprung an, während er den Herzbeutel ganz zutreffend für mesodermal erklärt. Dies erklärt sich dadurch, dass er, wie ich schon aus einander gesetzt habe, Herkunft und Entwicklung des mittleren Keimblattes verkannt und offenbar auf dem Stadium, wo sich die Niere anlegt, Ectoderm und Mesoderm nicht aus einander gehalten hat. Weiter übersah er den Zusammenhang der Nieren- und Herzbeutel-Anlage, da er nur an Schnitten untersucht hat. Über die beiden Öffnungen der Niere sagt er gar nichts, auch schildert er die Bildung des Herzbeutels ziemlich unklar.

Aus meiner Darstellung ergiebt sich eine ziemliche Übereinstimmung zwischen *Bythinia* und *Paludina* in der Entwicklung von Herzbeutel und Niere, welche in beiden Fällen aus einer gemeinsamen mesodermalen Anlage hervorgehen. Die Unterschiede lassen sich auf den rascheren Entwicklungsgang von *Bythinia* zurückführen. *Paludina* bietet offenbar primitivere Verhältnisse dar, weil sie eine

Digitized by Google

rudimentäre (vor der Torsion) linke Niere und den Ausführgang derselben besitzt, welcher später zum Ausführgang der Geschlechtsdrüse wird. Beide Bildungen fehlen bei *Bythinia*. Auch ist hier von vorn herein kein Zusammenhang zwischen Nieren- und Herzbeutellumen vorhanden, wohl aber ist die Anlage beider Organe eine continuirliche. Es scheint mir, dass bei *Bythinia* kein Ureter wie bei *Paludina* vorhanden ist, sondern dass die Niere einfach in die Mantelhöhle mündet. Später dürfte sich wohl dieser Abschnitt etwas specialisiren, doch kann ich vorläufig keine positiven Angaben darüber machen. So viel ich weiß, ist dieser Punkt beim erwachsenen Thier nicht näher untersucht worden.

c. Herz.

Das Herz legt sich bereits auf dem Stadium *I* an und entsteht, genau wie bei *Paludina*, aus einer rinnenförmigen Einstülpung der Herzbeutelwand dicht in der Nähe der Niere. Dieser bei *Paludina* und *Bythinia* vorübergehende Zustand bleibt nach PLATE[1] bei *Dentalium* dauernd erhalten, wo das Herz des erwachsenen Thieres eine sackförmige Einstülpung des Pericards ist. Stadium *K* (Taf. 25 Fig. 21) zeigt die Anlage (*h*) in situ. Dass das Herz wirklich als eine Einstülpung des Pericards entsteht, beweist ein Querschnitt durch Stadium *I* (Taf. 26 Fig. 14), wo dies ehr klar zu sehen ist. Später schnürt sich die Rinne zu einer Röhre ab, welche an beiden Enden offen bleibt, und zerfällt (Taf. 25 Fig. 23) durch eine mittlere Einschnürung in einen nach vorn liegenden Vorhof (*vo*) und eine hintere Kammer (*ka*). Diese Vorgänge spielen sich ganz in derselben Weise wie bei *Paludina* ab, so dass ich einfach auf meine bereits citirte Abhandlung verweisen kann.

SARASIN ist eben so wenig über die Bildung des Herzens wie über diejenige des Herzbeutels ins Klare gekommen; ich will aber, um den Leser nicht zu ermüden, seine Darstellung übergehen.

Für *Paludina* habe ich die Entstehung der Geschlechtsdrüse aus der Wand des Herzbeutels beschrieben, konnte aber bei den von mir untersuchten Embryonen von *Bythinia* nichts Derartiges nachweisen und verzichte daher ganz auf die Beschreibung der

---

[1] L. PLATE, Über das Herz der Dentalien. in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 78—80. — An einer Stelle meiner Arbeit über *Paludina* habe ich *Dentalium* bei den Lamellibranchiaten angeführt. Dies war natürlich ein Lapsus, da gerade die neueren Untersuchungen beweisen, dass die Scaphopoden den prosobranchiaten Gasteropoden viel näher stehen als den Zweischalern.

Digitized by Google

Entwicklung des Genitalsystems, da ich in der nächsten Zeit diesen Gegenstand an primitiveren Prosobranchiern zu untersuchen beabsichtige, welche ein ähnliches Verhalten wie *Paludina* darbieten dürften.

5. Derivate des Ectoderms.

a. Nervensystem.

Die Frage nach dem Ursprung des Nervensystems bei den Mollusken besitzt heut zu Tage in so fern ein geringeres Interesse, als von allen neueren Untersuchern dasselbe vom äußeren Keimblatt abgeleitet wird[1]. Ich würde daher ganz von der Entwicklung des Nervensystems von *Bythinia* absehen, um so mehr, als sie im Wesentlichen genau dieselbe wie bei *Paludina* ist, wenn SARASIN nicht davon eine Beschreibung gegeben hätte, welche von der meinigen sowohl, als von denen SCHMIDT's[2] und HENCHMAN's[3] stark abweicht, und daraus phylogenetische Schlüsse gezogen hätte, welche ich auf Grund embryologischer und vergleichend-anatomischer Thatsachen entschieden zurückweisen muss.

Das Nervensystem von *Bythinia* unterscheidet sich von dem der *Paludina* wesentlich durch eine weit größere Concentration. SARASIN hat schon hervorgehoben, dass Cerebral-, Pallial- und Intestinalganglien hier sehr nahe an einander gerückt sind. BOUVIER[4] entdeckte zuerst durch Zergliederungen den rechten Ast der gekreuzten Visceralcommissur, welchen SARASIN auf Schnitten nicht hatte nachweisen können, und machte weiter darauf aufmerksam, dass das Nervensystem von *Bythinia*, eben wegen seiner größeren Concentration, weniger primitiv ist als dasjenige von *Paludina*, woraus sich ergiebt, dass es eine schlechtere Grundlage für phylogenetische Betrachtungen liefern muss.

Ursprung, Lagerung und Bildung der Cerebralganglien sind schon genügend in dem Abschnitt über die Entwicklung der äußern Körperform (oben pag. 387) beschrieben worden. Sie haben sich schon

---

[1] Vergleiche meine Abhandlung über *Paludina*, wo die Geschichte dieser Frage besprochen wird.

[2] F. SCHMIDT, Die Entwicklung des Centralnervensystems der Pulmonaten. in: Sitz. Ber. Nat. Ges. Dorpat f. 1890, 9. Bd. 1891 pag. 277—282.

[3] ANNIE P. HENCHMAN, The Origin and Development of the Central Nervous System in *Limax maximus*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 20 1890 pag. 169—Taf. 10.

[4] E. L. BOUVIER, Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. in: Ann. Sc. N. (7) Tome 3 1887.

Digitized by Google

auf Stadium *D* vom Ectoderm losgelöst (Taf. 25 Fig. 16 *cg*). Ich will weiter im Gegensatz zu Sarasin betonen, dass beide Cerebralganglien von vorn herein als zwei distincte Wucherungen getrennt von einander entstehen (ich sehe natürlich davon ab, dass sie sich vom Ectoderm losgelöst haben, durch welches sie selbstverständlich zuerst verbunden waren) und sich erst nachträglich durch eine Commissur verbinden.

Die Pallialganglien (= Pleuralganglien) entstehen ebenfalls getrennt von einander und von den Cerebralganglien als Ectodermwucherungen, seitlich und ventralwärts vom Velum und den Tentakel-Anlagen (Taf. 26 Fig. 18 *pa*), und verbinden sich erst nachträglich mit einander und mit den Cerebral- und Pedalganglien.

Über die Entstehung der Buccalganglien habe ich nichts zu bemerken, da dieselbe ganz richtig von Sarasin beschrieben wird und genau dieselbe ist wie bei *Paludina*.

Ich brauche also nur noch die Entstehung der Pedal-, Intestinal- (Supra- und Sub-) und des Visceralganglions zu schildern. Diese entstehen nun durchaus nicht aus einer gemeinsamen medianen ventralen Ectodermwucherung, wie Sarasin behauptet, sondern vollkommen von einander getrennt, wie ich es bei *Paludina*, Henchman bei *Limax* und Schmidt bei den Pulmonaten beschrieben haben. Auch sind die paarigen Ganglien ursprünglich von einander getrennt.

Taf. 26 Fig. 17 zeigt die verdickte Ectodermstelle (*ped*), von welcher hier das linke Pedalganglion sich später abschnürt (Stadium *F*). Auf Stadium *G* (Fig. 18) sind beide Pedalganglien in Ablösung begriffen zu sehen. Die Schnittserie ergab, dass die Wucherung sehr ansehnlich ist, da die Pedalganglien sich auf eine große Strecke hin ablösen.

Die Intestinalganglien entstehen vollkommen von den Pedalganglien getrennt, symmetrisch zu beiden Seiten des Embryos, ventralwärts etwa in der mittleren Leibesgegend des Stadiums *G*, welche, wie bei *Paludina*, als die Taille des Embryo bezeichnet werden könnte. Bemerkenswerth ist: 1) dass ihre Ursprungsstelle ziemlich weit nach hinten von derjenigen der Pedal- und Pallialganglien liegt (später sind Pedal-, Pallial- und Intestinalganglien ganz nahe bei einander), und 2) dass beide Intestinalganglien auf gleicher Höhe vom Ectoderm sich ablösen (Taf. 26 Fig. 16 *supr* und *sub*). Da im Laufe der Entwicklung die Asymmetrie sich mehr und mehr ausbildet, so verschieben sich beide Intestinalganglien, indem das rechte über den Ösophagus, das linke unter denselben zu liegen

Digitized by Google

kommt, wesshalb sie jetzt auch als Supra- und Subintestinalganglien bezeichnet werden. Auf Stadium *I* (Taf. 25 Fig. 22) sind die beiden Ganglien, welche bereits die Verschiebung durchgemacht haben, am ganzen aufgehellten Embryo sichtbar (*supr* und *sub*).

Endlich wäre noch das Visceralganglion (*w*) zu erwähnen. Dasselbe ist bekanntlich unpaar wie bei *Paludina* und legt sich nach dem Stadium *K* am Boden der Mantelhöhle (*mh*) als eine Wucherung des Ectoderms an (Taf. 26 Fig. 20). Auf dem hier abgebildeten Querschnitt hat es sich bereits von dem Epithel der Mantelhöhle abgelöst, während es auf den vorhergehenden, weiter nach vorn gelegenen zwei Schnitten noch damit zusammenhängt. Das Visceralganglion ist ursprünglich ganz getrennt von den Intestinalganglien und liegt beträchtlich weiter nach hinten. Die Ausbildung der Connective, welche die verschiedenen ungleichnamigen Ganglien unter einander verbinden, erfolgt genau in derselben Weise und Reihenfolge wie bei *Paludina*.

Die abweichende Schilderung, welche SARASIN von der Bildung des Nervensystems gegeben hat, ist schon besprochen worden. Er ist durch das Mesoderm, dessen Entwicklung er nicht erkannte, dazu verleitet worden, Pedal-, Intestinal- und Visceralganglien aus einer gemeinsamen ventralen Ectodermwucherung hervorgehen zu lassen, und hat daraus den Schluss gezogen, dass diese Ganglien mit ihren Connectiven die Bauchkette der *Bythinia* vorstellen, was dann die Verwandtschaft der Mollusken mit den Anneliden begründen würde.

Gegen diesen Schluss hat BOUVIER[1] auf Grund vergleichend-anatomischer Thatsachen protestirt, und aus seinen Resultaten, sowie aus den Untersuchungen PELSENEER's[2] geht deutlich hervor, dass nur die Pedalganglien, oder besser gesagt, die Pedalstränge, der Prosobranchier der Bauchkette der Gliederwürmer homolog sein können. Bekanntlich sind die Pedalstränge niederer Prosobranchier (Diotocardier nach E. PERRIER) sehr lang und mit einander durch Querbrücken verbunden, dasselbe findet sich auch bei *Paludina*; sie erinnern dann sofort an die Bauchganglienkette der Anneliden und Arthropoden. Ich verweise daher auf die Abhandlungen beider eben angeführten Autoren und will jetzt noch die embryologischen Befunde erläutern.

---

[1] Loc. cit.

[2] P. PELSENEER, Contribution à l'étude des Lamellibranches. in: Arch. Biol. Tome 11 1891 pag. 147—312 Taf. 6—23.

Digitized by Google

Wir haben gesehen, dass die Pedal-, Intestinal- und Visceralganglien getrennt von einander entstehen, außerdem sind die Pedal-, Pallial- und Intestinalganglien beim Embryo mehr von einander entfernt, als beim ausgebildeten Thier. *Bythinia* macht also ein Stadium durch, wo das Nervensystem an das der niederen Prosobranchier erinnert. Aus dieser Thatsache und den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie geht zur Genüge hervor, dass die Verhältnisse des ausgebildeten Nervensystems abgeleitete und die Schlüsse SARASIN's ungerechtfertigt sind, wie seinerzeit BOUVIER ganz mit Recht vermuthete.

b. Sinnesorgane.

Die Entwicklung der Fühler ist schon im Abschnitt über die Entwicklung der äußeren Körperform (oben pag. 388) behandelt worden, eben so diejenige des Osphradiums. In Bezug auf dieses Organ wäre noch zu bemerken, dass SARASIN dessen Ursprung nicht ermitteln konnte. Derselbe ist genau so wie bei *Paludina*, doch entspricht das SPENGEL'sche Organ von *Bythinia* nur dem Wulste bei *Paludina*[1]; die für letztere Art charakteristischen Gruben finden sich bei den von mir untersuchten Embryonen von *Bythinia* nicht, und existiren auch, so viel ich weiß, beim ausgebildeten Thiere nicht. Das Osphradium ist eine dem Mantel zugehörige Bildung; SARASIN hat die ersten Spuren, welche er davon gefunden zu haben glaubte, an eine unrichtige Stelle verlegt. Offenbar hat er den Nerv, welcher aus dem Supraintestinalganglion zum Osphradium zieht, damit verwechselt. Nach PELSENEER[2] kommen die Nervenfasern, welche das sogenannte Geruchsorgan innerviren, nicht aus dem eben genannten Ganglion, sondern vom Cerebralganglion und durchsetzen nur das Supraintestinalganglion. SARASIN ist es nicht gelungen, die Einstülpungen nachzuweisen, aus welchen Auge und Otolithenblase hervorgehen. Es ist wirklich bei *Bythinia* viel schwerer als bei *Paludina*, sie aufzufinden, da dies an ganzen Embryonen nicht gelingt. Dagegen braucht man bloß beide Organe, wenn man sie auf Schnitten aufgefunden hat, auf immer jüngeren Stadien weiter zu verfolgen. Stadium *F* (Taf. 26 Fig. 17) zeigt die Einstülpung der Otolithenblase (*ot*), Stadium *G* diejenige des Auges (Fig. 19 *au*). Wie bei *Paludina* entsteht die Otolithenblase zu beiden Seiten des Fußes,

[1] Loc. cit.

[2] P. PELSENEER, L'innervation de l'osphradium des Mollusques. in: Compt. Rend. Tome 109 1889 pag. 534—535.

Digitized by Google

früher als die Augenblase, welche sich an der Basis der Tentakel etwas später bildet.

Es wäre vielleicht hier der Platz, auf die Bildung der Asymmetrie und die Torsion des Embryos einzugehen. Ich habe diese Frage bereits ausführlicher bei *Paludina* besprochen. Nur noch einige Bemerkungen über die Theorie, durch welche SARASIN dieses Problem zu lösen versuchte. Er vergleicht den Darm mit einem elastischen (Gummi-) Strang, welcher eine Torsion erfährt und diese dann auf das Nervensystem und die übrigen Organe, sowie auf die äußere Gestalt des Embryos überträgt. Ich will davon abschen, dass der Darm kaum mit einem Gummistrang verglichen werden darf, und nur hervorheben, dass derartige Vorgänge doch nur durch Wachsthumserscheinungen erklärt werden können. Solche rein mechanische Erklärungen für morphologische Thatsachen dürften heut zu Tage noch etwas verfrüht sein.

Ich glaube darauf verzichten zu können, nochmals die Widersprüche aufzuzählen, welche zwischen meinen Beobachtungen und denen SARASIN's bestehen. Die Untersuchung von *Bythinia* veranlasst mich dazu, dem Urtheil beizupflichten, welches RABL[1] in seiner Theorie des Mesoderms über SARASIN's Arbeit ausgesprochen hat. In einer Antwort[2] auf RABL's Kritik hat SARASIN seine frühere Behauptung aufrecht gehalten und angeführt, dass er bei den Gymnophionen eine principiell ähnliche Entwicklung des Darmes und des Mesoderms, wie bei *Bythinia* beobachtet hätte. Da ich selbst die Entwicklung dieser merkwürdigen Amphibien nicht untersucht habe, kann ich darüber natürlich kein Urtheil abgeben, dagegen veranlasst mich dasjenige, was ich aus eigener Anschauung von der Entwicklungsgeschichte der Amphibien überhaupt kenne, auch an diesen Angaben von SARASIN gewisse Zweifel zu hegen. Der Zweck vorliegender Arbeit war aber selbstverständlich nicht, eine Widerlegung SARASIN's zu geben, sondern lediglich, an einer anderen Form dasjenige zu prüfen, was ich bei *Paludina* zu beobachten geglaubt hatte. Ich beschließe jetzt diesen Aufsatz, indem ich die Hoffnung ausspreche, dass es mir gelungen sein möge, diesen Zweck zu erreichen.

Zoologische Station zu Neapel, den 26. Januar 1892.

[1] Loc. cit.

[2] P. SARASIN, Über die Theorie des Mesoderms von C. Rabl. in: Anat. Anzeiger 4. Jahrg. 1889 pag. 721—728.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Folgende Bezeichnungen gelten durchweg für alle Figuren:

a After
au Auge
b Blastoporus
c Cölom
cg Cerebralganglien
co Connectiv
d Deckel
e Enddarm
ect Ectoderm
eh Embryonalherz
ent Entoderm
f Furchungshöhle
fd Nierenfundus
fu Fuß
fü Fühleranlage
h Herz
k Kieme
ka Herzkammer
l Leber
lh hinterer Lebersack
li Linse
lv vorderer Lebersack
m Mund
ma Magen
mes Mesoderm
mh Mantel- oder Kiemenhöhle
mw Mantelwulst
n Herzbeutelnierenanlage
ni Niere
oe oder *ö* Ösophagus
ot Otolithenblase resp. Grube
p Pericard
pa Pallialganglion
pe Ausmündung der Niere in den Herzbeutel
ped Pedalganglion
rd Radulasack
r.m.f. rechter Mantelfalz
sch Schale
schd Schalendrüse
schf Schalenfalz
si Sinus
sp Osphradium (SPENGEL'sches Organ)
sub Subintestinalganglion
supr Supraintestinalganglion
u Urniere
ud Urdarm
um Urmesodermzellen
ur Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle
v Velum
vo Vorhof
w Visceralganglion
x Einmündung des Ösophagus in den Magen.

Die Umrisse sämmtlicher Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen. Benutzt wurden die ZEISS'schen Apochromate, Brennweite 16, 8 und 4 und die Compensationsoculare 4, 6 und 8. Zum Zeichnen mit dem Zeichenapparat nur Oc. 4.

Vergrößerungen:

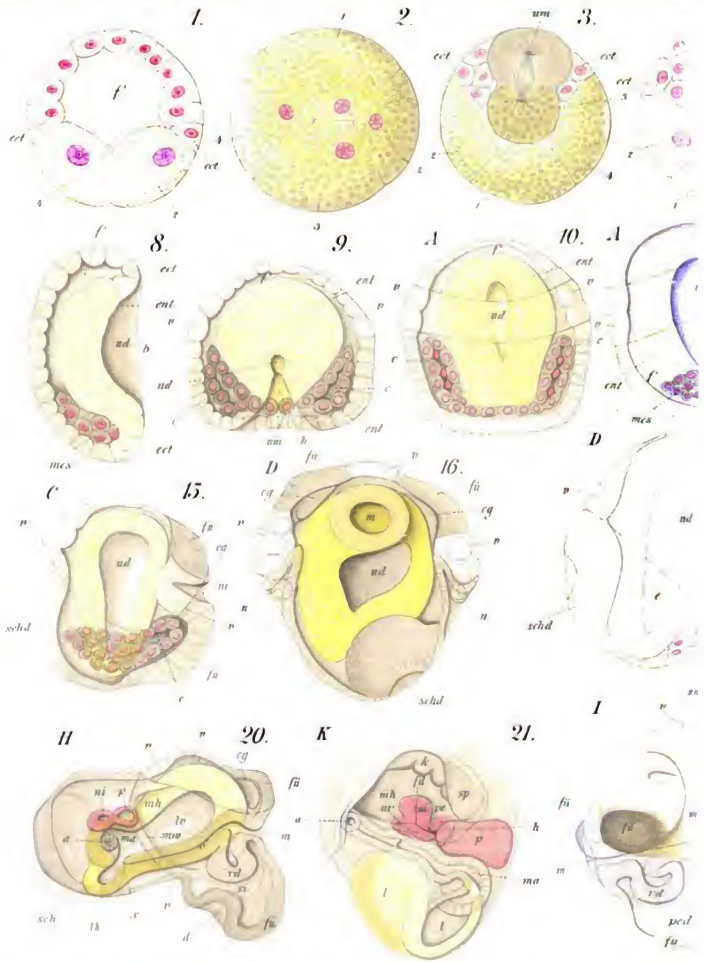
Taf. 25 Fig. 1—17: Vergr. 200, Fig. 18—23: Vergr. 100.
Taf. 26. Sämmtliche Figuren: Vergr. 200.

Tafel 25.

Sämmtliche Figuren sind nach gefärbten und aufgehellten ganzen Embryonen entworfen.

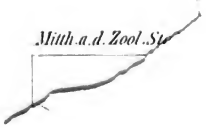
Fig. 1. Blastula im optischen Querschnitt
Fig. 2. Blastula vom vegetativen Pol.
Fig. 3. Bildung der Urmesodermzelle, vom vegetativen Pol.
Fig. 4. Aus der Urmesodermzelle sind zwei entstanden. Ansicht schräg vom vegetativen Pol.

Digitized by Google

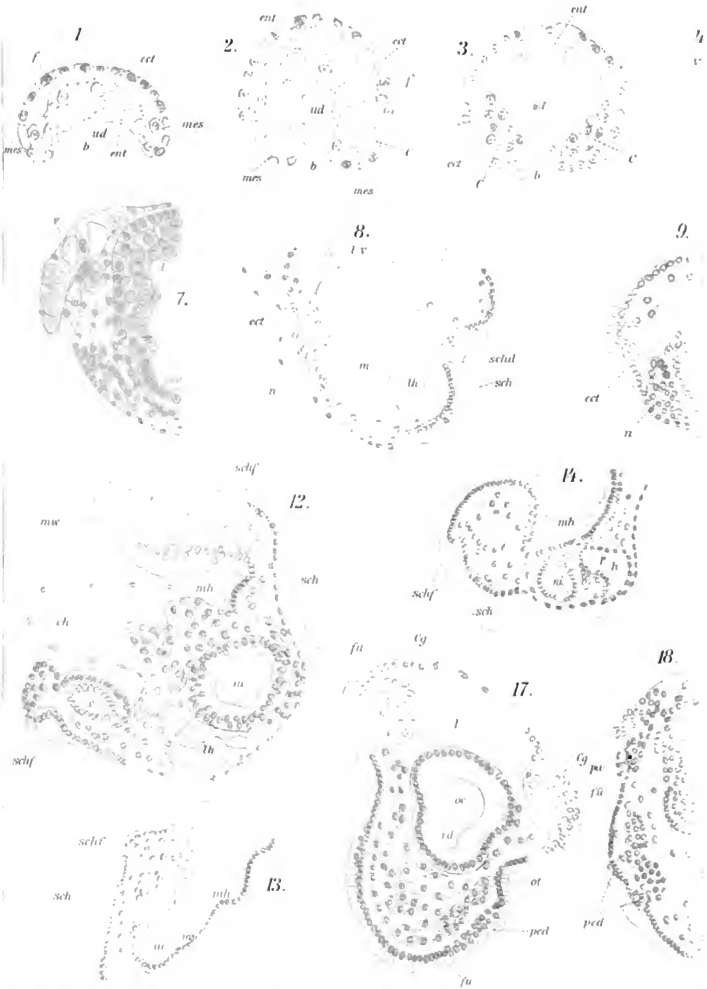


Digitized by Google

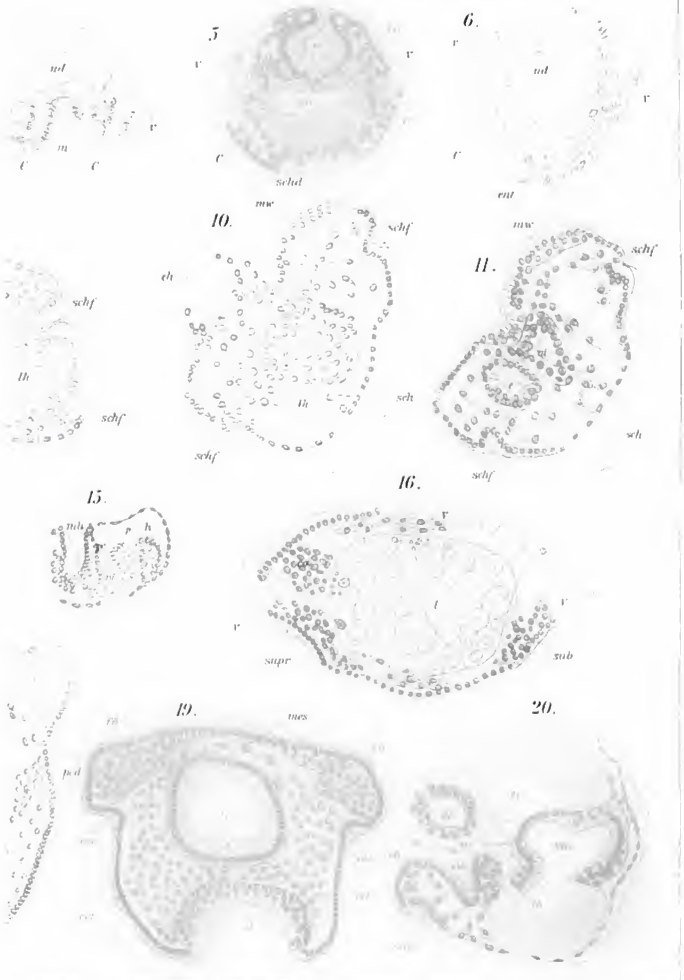
Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google



Digitized by Google

Fig. 5. In die Furchungshöhle gerückte Urmesodermzellen, vom vegetativen Pol.
Fig. 6. Jederseits drei Mesodermzellen, vom Hinterende.
Fig. 7. Vorbereitung zur Gastrula, von der rechten Seite.
Fig. 8. Ganz junge Gastrula, von der rechten Seite.
Fig. 9. Ältere Gastrula. Halb frontal, halb quer, von dem oralen Ende.
Fig. 10. Stadium *A* Ansicht vom aboralen Ende.
Fig. 11. Stadium *A* von der rechten Seite.
Fig. 12. Stadium *B* von dem aboralen Ende.
Fig. 13. Stadium *B* von der rechten Seite.
Fig. 14. Stadium *C* von der Rückenfläche.
Fig. 15. Stadium *C* von der rechten Seite.
Fig. 16. Stadium *D* halb von der Bauchseite und von vorn.
Fig. 17. Stadium *D* von der rechten Seite.
Fig. 18. Stadium *F* von der rechten Seite.
Fig. 19. Stadium *G* von der Bauchseite.
Fig. 20. Stadium *H* von der rechten Seite.
Fig. 21. Stadium *K* Ansicht von vorn auf das beschalte Hinterende.
Fig. 22. Stadium *I* von der linken Seite.
Fig. 23. Stadium *M* von der linken Seite.

Tafel 26.

Fig. 1. Frontalschnitt durch eine ganz junge Gastrula. Durch das hintere Drittel der Längsachse.
Fig. 2. Medianer Frontalschnitt durch eine ältere Gastrula.
Fig. 3. Medianer Frontalschnitt durch Stadium *A*.
Fig. 4. Medianer Frontalschnitt durch Stadium *B*.
Fig. 5. Querschnitt durch Stadium *C*. Gegend der Urniere.
Fig. 6. Querschnitt durch Stadium *D*. In der mittleren Gegend.
Fig. 7. Querschnitt durch Stadium *E*. Gegend der Urniere.
Fig. 8. Querschnitt durch Stadium *E* weiter hinten. Gegend der Herzbeutelnierenanlage.
Fig. 9. Querschnitt durch Stadium *F*. Gegend der Herzbeutelnierenanlage.
Fig. 10. Querschnitt durch Stadium *G*. Gegend des Herzbeutels.
Fig. 11. Querschnitt durch Stadium *G* weiter hinten. Gegend der Niere.
Fig. 12. Querschnitt durch Stadium *I*.
Fig. 13. Theil eines Sagittalschnittes durch das Stadium *K*. Nierenausführgang.
Fig. 14. Theil eines Querschnittes durch das Stadium *I*. Herzanlage.
Fig. 15. Theil eines halb queren, halb frontalen Schnittes durch das Stadium *I*. Verbindung der Niere mit dem Herzbeutel.
Fig. 16. Querschnitt durch das Stadium *G*. Gegend der Intestinalganglien.
Fig. 17. Querschnitt durch das Stadium *F*. Gegend der Otolithenblase.
Fig. 18. Querschnitt durch das Stadium *G*. Gegend der Pedalganglien.
Fig. 19. Querschnitt durch das Stadium *G*. Gegend der Augen.
Fig. 20. Querschnitt durch Stadium *K*. Gegend des Visceralganglions.

Digitized by Google

Die Metamorphose von Esperia lorenzi O. S. nebst Beobachtungen an andern Schwammlarven.

Von

Dr. Otto Maas.

Mit Tafel 27 und 28.

Es bedarf keiner besonderen Begründung, die Entwicklung der Spongien in Angriff zu nehmen, ein Gebiet, das trotz vieler und guter Arbeiten so dunkel ist, wie kaum ein anderes der Embryologie, und auf dem gerade über die grundlegendsten Fragen, die Verwendung der embryonalen Lager zum Aufbau des fertigen Schwammes, beinahe jede Übereinstimmung fehlt. Manche Probleme, die mir die Entwicklungsgeschichte von *Spongilla* nahe gelegt hatte, gedachte ich durch das Studium der Embryogenese mariner Kieselschwämme der Lösung näher zu bringen, und es war mein Plan, während eines längern Aufenthaltes am Meer eine möglichst große Anzahl von Species auf ihre Entwicklung zu untersuchen, um durch diese mehr extensive Art der Behandlung, wenn möglich, an dem einen Object das zu finden, was mir das andere klar zu sehen versagt hatte. Ich statte dem kgl. preußischen Cultusministerium, das mir einen einjährigen Aufenthalt an der Zoologischen Station in Neapel bewilligt hat, meinen gehorsamsten Dank ab. Allen Herren der Station bin ich für ihr Entgegenkommen äußerst verbunden, besonders Herrn Lo Bianco, der mir unermüdlich in der Beschaffung von Non-Calcarea aller Gruppen behilflich war und es mir so ermöglichte, mich nach und nach in den Besitz eines ziemlich umfangreichen Materials von Entwicklungsstadien aus den verschiedensten Familien zu setzen.

Digitized by Google

Es wird voraussichtlich längere Zeit vergehen, bis ich meine Beobachtungen lebenden Materials an Schnittserien geprüft und ergänzt habe; von einer Form jedoch, nämlich von *Esperia*, habe ich jetzt schon die Metamorphose so weit verfolgt und ausgearbeitet, erstens desshalb, weil sie durch die Größe der Larven und die Lagerung ihrer Spicula ein günstiges Object ist, und zweitens, weil YVES DELAGE auf Grundlage der Entwicklung dieser Form zu recht abweichenden Ansichten über die Keimblätter der Schwämme gelangt ist, Ansichten, die er nach seinen neuerlichen Untersuchungen an *Spongilla* in noch merkwürdigerer Weise modificirt hat. Nach ihm (4 pag. 655) bilden sich aus dem larvalen Geißelepithel der *Esperia*-Larve während der Metamorphose die Zellen der Kanäle; die Kammern entstehen durch Theilung besonderer Mesodermzellen, und das eigentliche Ectoderm besteht aus einer unzusammenhängenden, über den Geißelzellen liegenden Schicht flacher Zellen. Bei *Spongilla* (5 pag. 267) liegt nach ihm dies »Ectoderm« unter den Geißelzellen der Larve; letztere werden während der Metamorphose von mesodermalen Elementen gefressen, um nach einiger Zeit als Zellen der Geißelkammern wieder ausgestoßen zu werden. Wenn auch der Ort der Veröffentlichung, die Comptes Rendus, dem Verfasser möglichste Kürze vorschrieb, so wäre es doch wohl wissenswerth gewesen, durch welche Methoden diese letzteren Ergebnisse erlangt wurden, um so mehr als sie, wie DELAGE selbst angiebt, sehr merkwürdig und in der ganzen Embryologie ohne Beispiel sind. Die *Spongilla*-Larve ist, wie alle Larven der Monaxonida, mit Ausnahme der Randpartie völlig undurchsichtig, und an Schnitten einen solchen Fress- und Wiederausstoßungsprocess morphologischer Elemente zu beobachten, dürfte kaum möglich sein. Die Nichtübereinstimmung in der Art und Weise, wie er die Verwendung der Keimblätter bei *Spongilla* einerseits und *Esperia* andererseits darstellt, kann nicht Wunder nehmen auf einem Gebiet wie die Schwammentwicklung, wo sogar für einen und denselben Schwamm die Ausdrücke Ectoderm und Entoderm öfters vertauscht worden sind. Auch möchte ich schon zu Anfang bemerken, dass ich auch meine eigenen Ergebnisse an *Esperia* vor der Hand nicht gut mit den an *Spongilla* (von mir oder Anderen) gewonnenen vereinbaren kann, dass sie dagegen mit den Beobachtungen von DELAGE an *Esperia* in vielen Punkten übereinstimmen und mit Beobachtungen anderer Forscher an anderen Schwämmen sich in allen Punkten homologisiren lassen.

Digitized by Google

Meine Methoden waren im Großen und Ganzen die an *Spongilla* erprobten (**9** pag. 529); nur hat mir das Deckglasaquarium im Seewasser keine so guten Dienste geleistet, da seine Wassermenge doch nicht groß genug ist, um die Larven bei Verdunstung des Wassers vor zu großer Concentrirung des Salzgehaltes zu bewahren und, wenigstens auf längere Zeit, in normalen Bedingungen zu halten. Für die Feststellung des Ansatzpoles war mir der Apparat immerhin von Nutzen; für die Weiterzüchtung habe ich dagegen meist möglichst große Glasschalen gebraucht, in denen ich die Larven in verschiedenen Stadien sowohl mit eingetauchten Linsen beobachten, als auch mit FLEMMING'scher Lösung conserviren konnte. Für letzteren Zweck fand ich es besonders geeignet, die Schalen mit einer dünnen Schicht Paraffins auszugießen. Man konnte dann eine einzelne Larve in einem bestimmten Ansatzstadium ausschneiden, fixiren, färben und härten und, nachdem man das Paraffin dann in Xylol gelöst, sie entweder als Aufsichtspräparat oder zum Schneiden verwenden. Auf die Einzelheiten dieser Processe, die ich zum Theil noch zu modificiren strebe, werde ich in einer späteren Arbeit eingehen; eine lange Beschäftigung mit dem Gegenstand hat mir bis jetzt gezeigt, dass für die Larven vieles und gutes Wasser die Hauptsache ist, dass manche Bilder von Autoren, die »geplatztes Ectoderm« oder frei herausstehende Nadeln zeichnen, sicher auf anomalen Verhältnissen beruhen, und dass die Schwierigkeit bei Beobachtung der Schwammentwicklung darin besteht, um die ausgezeichneten Worte von BARROIS zu wiederholen (**1** pag. 47): »de reconnaître la succession normale dans le nombre considérable des formes anormales qu'on rencontre«.

Die erste aber nur gelegentliche Erwähnung der Larve von *Esperia*[1] giebt METSCHNIKOFF in seiner Arbeit »Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme« in einer Fußnote: »die Larven von *Reniera*, *Raspailia* und *Esperia* sind im Wesentlichen gleich gebaut« und haben eine Lücke im Hinterende, durch die die skelettbildende Schicht heraustritt (**11** pag. 10). Er homologisirt dann diese Larven mit denen von *Sycon*, »nur dass bei letzterem das Entblößen der hinteren skelettbildenden Schicht in viel größerem Maße stattfindet.« OSKAR SCHMIDT hat darauf zu zeigen versucht (**13** pag. 135), dass eine solche Homologie nicht möglich sei, indem bei *Sycon* die Lücke in der wimpernden Schicht von vorn herein vorhanden, bei *Esperia* secundär

[1] Ich behalte den Namen *Esperia* bei

sei. Bei letzterer erscheint zuerst im mütterlichen Körper ein allseitig bewimpertes kugeliges Stadium, und erst durch dessen Streckung vor dem Ausschlüpfen tritt ein hinterer nackter Pol hervor. Er giebt dann eine Beschreibung der Larve, so gut sie sich mit den damaligen Hilfsmitteln machen ließ. Nach ihm besteht dieselbe aus einem flimmernden Ectoderm und einem Entoderm, »wenn man die ganze unter dem Geißelepithel liegende Masse so nennen will«. Über die Nadeln giebt er nur an, dass sie sich an der Polspitze anhäufen. Das gelbe Pigment hat er in den Ectodermzellen »als unmessbar feine Körnchen gefunden«. Dessen Zellen selbst »sind schwer zu sehen und man kann leicht zur Ansicht kommen, dass es verloren ginge, wie METSCHNIKOFF will.« Die Metamorphose hat er nicht beobachtet.

Im gleichen Jahr hat CARTER die Larve einer *Esperia aegagropila* erwähnt (3 pag. 405). Er hat nicht die freischwärmende ovale Larve, sondern die kugelförmige im Körper der Mutter gezeichnet; er erwähnt die Wimpern, im Innern die »Sarcode« mit verschieden geformten Zellen, Körnchen und bereits allen in der Erwachsenen vorkommenden Formen von Spicula (bei der betreffenden Species 4), eine Thatsache, die von andern Beobachtern nicht beschrieben und von solchen, die die Schwammlarven in zu nahe Beziehung zu Coelenteratenlarven bringen, nicht genügend berücksichtigt worden ist.

In seiner bekannten Arbeit »Sur le développement de quelques Éponges de la Manche« spricht BARROIS auch von der Entwicklung eines *Desmacidon* (1 pag. 60) und giebt an, dieser Schwamm sei mit der *Esperia* O. SCHMIDT's identisch. Dies kann jedoch unmöglich der Fall sein, indem die von BARROIS beschriebene Larve am hinteren Pole einen braunen Pigmentfleck und eine starke, differenzirte Cilienkrone trägt, beides Dinge, die für *Reniera* und eine ganze Gruppe von Monaxoniden charakteristisch sind, die aber bei *Esperia* und einer anderen sich hier anschließenden Gruppe vollständig fehlen. Nach meinen Erfahrungen scheint mir die von BARROIS beschriebene und als *Reniera* so nahestehend bezeichnete Larve einer *Gellius*-Art anzugehören.

In der folgenden Zeit wird die *Esperia*-Larve mehrfach in der Litteratur erwähnt, theils als Beispiel eines Ectodermschwundes, theils als Beweis unserer ungenügenden Kenntnis der Schwammmetamorphose. Auch RIDLEY & DENDY geben in ihrer Monographie der Challenger-Monaxoniden eine kurze Beschreibung von *Esperia*-Larven, die sie in den mütterlichen Geweben vorgefunden haben (12 pag. LI). Sie beschreiben, so gut sich das an dem Alkohol-

Digitized by Google

material darstellen ließ, ein äußeres Zellenlager, von dem sie zweifeln, ob es einschichtig ist, und eine innere Masse, wahrscheinlich eine »gelatinöse Matrix« mit sternförmigen Zellen und verschiedenen Spicula, »augenscheinlich ohne jede Ordnung gruppirt«.

Eine ausführlichere Darstellung giebt DELAGE in der oben erwähnten Notiz. Er hat die einzelnen Geißelzellen zuerst gesehen, als außerordentlich lange und schmale Elemente, die den Kern nahe der Basis tragen, lässt aber das eigentliche Ectoderm nicht von diesen, sondern von unzusammenhängenden darüber liegenden Zellen gebildet werden, die ihren Zusammenhang als Epithel erst bei der Metamorphose erreichen. Ähnliche Zellen findet er auch an dem hintern, bisher als nackt beschriebenen Pol. Im Innern befinden sich Spiculazellen, seine cellules conjonctives und große Zellen mit hellen Kernen, die Mutterzellen der Kammern. Die verschiedenen Spicula werden nicht erwähnt. Die Verschiebungen bei der Metamorphose sind theils oben referirt, theils wird ihrer noch vergleichend gedacht werden.

Die neueste Mittheilung über *Esperia* von H. V. WILSON (18) habe ich zu Gesicht bekommen, als ich meine Tafeln bereits fertig gestellt hatte. Nach ihm ist die Larve, so ähnlich sie den »egg-larvae« anderer Silicospongien ist, keine Larve, die aus dem Ei kommt, sondern eine Gemmula. Ohne mich darauf einzulassen, ob er diese außerordentliche Angabe genügend beweist, berichte ich über seine Beschreibung der freischwärmenden Larve und deren Verwandlung. Der sog. nackte Pol ist nach ihm nicht secundär (O. SCHMIDT), sondern gleich von vorn herein von einem andern Epithel bedeckt. Die stecknadelförmigen Spicula beschreibt er als in der Achse der Larve gelegen, außerdem hat er, wie der Holzschnitt zeigt, im Innern der Larve zwei verschiedene Zellsorten gesehen. Von einer über den Geißelzellen gelegenen Schicht (DELAGE) erwähnt er nichts. Die Metamorphose geschieht nach ihm durch Abflachung des Ectoderms vom nackten Pol (Ansatzpol) aus. Das Kanalsystem entsteht aus einzelnen Lacunen der inneren Masse, die erst secundär unter einander und mit den Kammern in Verbindung treten. Diese letzteren entstehen aus besonderen Zellen der inneren Masse[1] (»formative cells«) durch wiederholte Theilung und frühere oder spätere Gruppirung zu einem runden Hohlraum. DELAGE's Untersuchungen scheint WILSON nicht zu kennen, doch bestehen, wie

[1] Man erinnere sich, dass man es nach ihm mit einer Gemmula zu thun hat.

Digitized by Google

man sieht, zwischen Beiden so beträchtliche Verschiedenheiten, dass die Veröffentlichung einer dritten Untersuchung, auch wenn sie nicht schon vollendet gewesen wäre, gerechtfertigt erscheint.

Meine eigene Darstellung beginne ich nicht vom Ei an, sondern mit der Beschreibung der Larve, wie sie sich zum Ausschwärmen bereit im Gewebe des mütterlichen Schwammes vorfindet. Die Furchung und Bildung der verschiedenen Schichten der Larve, Vorgänge, die ja nur durch Combination von Schnittbildern erschlossen werden können, behalte ich mir vor, im Zusammenhang mit andern Schwämmen zu bearbeiten. Schon aus diesem Grund, noch mehr aber, um an den Vergleich mit den Keimblättern der höhern Thiere gar nicht zu erinnern, werde ich es vermeiden, die Ausdrücke Ectoderm, Entoderm etc. für die Gewebsschichten der Larve anzuwenden.

Es haben mir für meine Untersuchungen zwei verschiedene Species von *Esperia* zur Verfügung gestanden, die große Röhren bildende brüchige *E. lorenzi*, und die massige, incrustirende und harte *E. lingua*, von denen die erstere im October und November, die letztere im December Larven liefert. Es war mir interessant zu sehen, wie zwei so nahe verwandte und doch sehr scharf umschriebene Species auch in ihren Larven sich schon charakteristisch unterscheiden. Die Larven von *lorenzi* sind beträchtlich kleiner, im Längsdurchmesser etwa halb so groß wie die von *lingua*, und weisen einen geringen, aber stets wiederkehrenden Unterschied in den Spicula auf, dessen unten gedacht werden muss. Außerdem liegen sie bei *lorenzi* einzeln im Gewebe zerstreut, bei *lingua* in ganzen Nestern zusammen. Auch die Beziehungen zu den Spiculazügen (die aus stecknadelförmigen, parallel angeordneten und durch Spongin verbundenen Nadeln bestehen) sind bemerkenswerth. Ridley & Dendy haben auf solche Lagerungsverhältnisse bereits aufmerksam gemacht (12 pag. L) und z. B. gezeigt, dass bei einer *Esperia*, wo der ganze Schwamm zum größten Theil nur aus einer Achse von stecknadelförmigen Spicula besteht, die Geschlechtsproducte im Innern dieser hohlen Achse liegen. Auch bei unsern beiden Arten lässt sich Ähnliches beobachten. Bei *lorenzi* liegt der einzelne Embryo stets in einer verhältnismäßig engen Masche der starken Spiculazüge, durch deren mannigfache Richtung geschützt (Taf. 28 Fig. 21), bei *lingua* liegt der ganze Eiercomplex nahe dem Grunde in einer großen weiten Masche der gewaltigen »tracts«. Bei der ersten Species hängt überdies der Follikel selbst

Digitized by Google

nicht ohne Weiteres, sondern durch sehr dünne Gewebsmaschen, die ihn wie ausgespannt halten, mit dem übrigen Gewebe zusammen. Solche feine Träger treten von allen Seiten an die Peripherie des Follikels heran, gleich diesem aus sehr platten Zellen mit deutlich das Protoplasma vorwölbenden Kernen zusammengesetzt (Fig. 21), und legen sich breiter werdend an die Follikelwand an. Bei *lingua* ist keine solche Bildung vorhanden, sondern die einzelnen Embryonen des Complexes sind durch ziemlich dicke Gewebsbalken, die sogar Fleischnadeln enthalten, von einander getrennt, eine Art der Befestigung, die wohl mit der großen Masse der Eier zusammenhängt. Niemals finden sich aber im Complex selbst Skelettnadeln; diese bilden vielmehr in Zügen geordnet, die äußere Begrenzung.

In Schnitten durch ganze Schwämme habe ich oft Larven in den größeren ausführenden Kanälen angetroffen; dennoch vermag ich es nach meinen Beobachtungen an lebenden nicht mit völliger Bestimmtheit auszusagen, ob das Ausschwärmen immer durch die Oscula erfolgt. (Bei *Clathria coralloides*, die verhältnismäßig sehr contractile und veränderliche Oscula hat, die sich von dem übrigen compacten Schwamm als äußerst feine und oft weit hervorragende, durchscheinende Röhrchen deutlich abheben, habe ich oft die Larven durch dieselben ihren Weg nehmen sehen.)

Einmal dem Körper der Mutter entschlüpft, steigen die Larven langsam in großen Spiralen nach der Oberfläche des Wassers, wo sie sich mit Vorliebe gerade an der äußersten, dem Glas adhärirenden Schicht aufhalten. Sie sind außerordentlich lichtscheu und suchen desshalb stets die dem Licht abgewandte Seite des Zuchtaquariums, Glases etc. auf. Ändert man die Stellung des Glases zum Licht, so zieht die ganze Schar der Larven verhältnismäßig schnell nach der andern, entsprechenden Seite. Ich habe unter dem Mikroskop eine Larve beobachtet, die unter dem Deckglas in den spitzen Winkel zwischen einer Luftblase und einem Glassplitter gerathen war. Indem ich dann den Spiegel so stellte, dass die Larve von dem durchfallenden Licht nicht getroffen im Halbdunkel blieb, der offene Theil des Winkels aber ganz hell war, gelang es mir die lebhaft mit den Cilien arbeitende Larve, die sonst alle Vorsprünge umschwimmt und sich in jeder Direction zu helfen weiß, vollständig fest zu halten. Sobald ich dann den Spiegel so stellte, dass auch der offene Theil des Winkels und das freie Wasser im Dunkeln war, schwärmte die Larve sofort heraus. Es ist mir gelungen, dieses kleine, aber lehrreiche Experiment öfters zu wiederholen.

Digitized by Google

Die Größe der Larven ist bei *Esperia lorenzi* gegen 1 mm in der Länge und 0,55 mm bis 0,65 mm in der Breite, bei *lingua* mehr als das Doppelte. Ihre Farbe ist gelb bis orange, wodurch sie schon als Embryonen von dem grauen[1] Schwammgewebe sehr abstechen und später schwärmend im Glas leicht gesehen werden. Unter dem Mikroskop wird man bei auffallendem Licht leicht gewahr, dass diese Farbe aber nicht der ganzen Larve zukommt. Zunächst ist der sog. nackte d. h. wimperlose Pol vollständig davon frei, wie das die Autoren angeben; dann aber zeigt auch der vordere Pol, der wimpert, eine graue schimmernde Kappe in deutlicher Abgrenzung, dergestalt dass sich also die gelbe Region nur wie ein Gürtel auf der Larve befindet. Die Gründe, die die beiden Pole ohne Farbe erscheinen lassen, sind aber nicht dieselben, und die Structur der Larve ist nicht so aufzufassen, als sei vorn ebenso wie hinten die innere Gewebsmasse durch die flimmernden und pigmenttragenden Elemente hindurchgedrungen. Man überzeugt sich vielmehr leicht davon, dass der vordere Pol ebenso wie die Seiten wimpert, und an ihm die gelbe Farbe vorhanden aber nur wie durch einen Schleier verdeckt ist, während sie am hinteren Ende überhaupt fehlt.

Bei durchfallendem Licht werden diese Verhältnisse noch deutlicher. Die ganze Larve ist natürlich fast undurchsichtig, nur die Randpartie lässt das Erkennen von Einzelheiten mit starker Vergrößerung zu, doch genügt das, um auch hier die Verschiedenheit der Pole festzustellen. So weit der Umkreis nämlich flimmert, erscheint die Peripherie wie schraffirt, aus einer Reihe dicht neben einander gestellter Striche bestehend. Auch am vordern, nicht gelben Pol ist diese Schraffirung, der offenbare optische Ausdruck eines sehr hohen stabförmigen Epithels vorhanden, nur ist die Anordnung dort nicht so regelmäßig, und andere Zellen schieben sich, wie es scheint, dazwischen; am hintern Pol fehlt dagegen dieses hohe Epithel vollständig. Man könnte ihn nach Betrachtung mit schwächerer Vergrößerung wirklich als nackt bezeichnen; in der That sieht es dann, wie O. Schmidt beschrieben und abgebildet hat (13 Fig. 18), aus,

[1] Ich habe auch eine nicht uninteressante Varietät beobachtet, indem ich einmal anstatt der grauen oder lilafarbenen Stücke von *Esperia lorenzi* ein wundervoll orangegelbes erhielt. In diesem hatten auch die Larven ein äußerst kräftiges Orangegelb, beinahe Roth, und alles andere Gethier, das in Menge in *Esperia* haust (*Typton spongicola*, *Spongicola fistularis*, Anneliden etc.), hatte anstatt der gewöhnlichen Farbe einen gelben Ton.

Digitized by Google

als ob eine innere Masse, in der man hier und da Nadeln erkennt, durchgebrochen sei und herausrage. Gelingt es aber, das Hinterende ohne Druck mit starker Vergrößerung einzustellen, so sieht man (Taf. 27 Fig. 12), dass auch dies nicht nackt ist, sondern von einem Zellenlager überzogen wird, und dass die Spicula nicht unregelmäßig herausragen, sondern überall von Epithel bekleidet sind. An der Seite erkennt man das an den eigenthümlichen schaufelförmigen Nadeln, in der Mitte an den stecknadelförmigen, die oft, namentlich bei Bewegungen der Larve einen Buckel an der Peripherie herauswölben, stets aber durch ein Zellenlager, das hier sogar doppelt zu sein scheint, nach außen abgeschlossen sind.

Wenn so die Randpartie Manches von der feineren Structur erkennen lässt, so ist doch die ganze Hauptmasse der Larve völlig undurchsichtig. Nur wenn man ein Exemplar längere Zeit im Schwimmen verfolgt und dabei seine Formveränderungen beobachtet, gelingt es, eine Andeutung des inneren Baues zu erhaschen.

Man sieht oft (Taf. 27 Fig. 1), dass die Larve nicht die ovale Form hat, sondern sich etwas zusammenziehen kann, so dass sie nahezu kreisförmig im Umriss wird. Der schimmernde Pol, der beim Schwimmen stets nach vorn gerichtet ist, zeigt dann nicht einen runden, gleichmäßigen Bogen, sondern an beiden Seiten eine leichte Einkerbung. Die ganze Larve scheint nach innen von der Randpartie ihre undurchsichtigste Zone zu besitzen, während die Mittelpartie als Fortsetzung der Gewebsmasse des hinteren Pols viel weniger dicht und auch durchsichtiger aussieht. Namentlich nach vorn zu ist dies der Fall, so dass es beinahe scheint, als sei hier ein Hohlraum, der gar nicht von Gewebe ausgefüllt ist; doch ist dies an solch optischem Schnitt durch das dichte, darüber und darunter liegende Gewebe der mehr peripheren Partie nicht klar zu erkennen.

Alles das, was sich am lebenden Object nur als Andeutung sehen lässt, tritt an Dauerpräparaten und namentlich an Schnittserien deutlich hervor. Durch Zuhilfenahme eines sehr harten Paraffins (Schmelzpunkt 60°) ist es mir gelungen, *Esperia*-Larven in mehr als 200 Querschnitte von 4 und 5 μ, und in gegen 100 Längsschnitte zu zerlegen (nebenbei auch eine Methode, um die Maße der ganzen Larve zu kontrolliren). Mit Hilfe solcher Schnittserien, zumal wenn sie ohne Lücke sind, kann man sich dann unschwer über jedes Detail der Larve orientiren. Druckpräparate der lebenden Larve habe ich desswegen auch zu diesem Zweck wenig angewandt.

Digitized by Google

Sie machen das Object zwar flach und durchsichtig, im Übrigen ist aber nicht viel mit ihnen gewonnen, da die Gewebe dadurch aus ihrer natürlichen Lagerung kommen und sehr bald absterben.

Es zeigt sich am feinen Längsschnitt (Taf. 28 Fig. 15 und 17), dass die äußere Oberfläche der Larve mit Ausnahme des nicht flimmernden Hinterpoles von äußerst dünnen und langen Geißelzellen gebildet wird. Die Geißeln stehen so dicht, dass sie selbst am Schnitt als unentwirrbarer Filz sichtbar sind, sobald man eine Färbung angewandt hat, die auch Protoplasma tingirt. Die Elemente, die sie tragen, sind so außerordentlich dünn, dass man keine einzelnen Zellen verfolgen kann, und sogar an Schnitten, die noch dünner als 4 μ gerathen sind, mehrere Schichten von Kernen erhält (Fig. 17). Ich war daher zuerst geneigt zu denken, dass sich unter der äußersten Lage von Zellen eine Schicht kleiner runder Zellen befände, die aus nur sehr wenig Protoplasma, zur Hauptmasse aber aus Kernen bestehe, oder dass es sich um ein mehrschichtiges Epithel handele. Die Beschreibung, die F. E. SCHULZE von der Larve von *Spongelia* giebt (16 pag. 146), ließ mich aber vermuthen, dass man es auch hier mit einem einschichtigen Lager zu thun habe, dessen Kerne nur anscheinend mehrschichtig geordnet sind. Es kommt dies dadurch zu Stande, dass die Kerne im Durchmesser viel breiter sind, als die dünnen Cylinderzellen. Sollen also die letzteren dicht neben einander Platz finden (es kommt dadurch das Bild der Schraffirung zu Stande), so müssen sich die Kerne in einander schieben, wie sie Raum finden. Von dieser Form und Anordnung der Zellen kann man sich am Macerationspräparat überzeugen, das man sich vom lebenden Material, besser aber durch Osmium-Pikrocarmin-Glycerin herstellt. Die einzelnen Zellen (Fig. 13 *a*) sind kaum dicker als die Geißeln, schwellen dann um den Kern herum verhältnismäßig stark an; die meisten, die ich gefunden habe, endigen mit diesem Theil, andere haben auch noch einen weitern fadenförmigen Fortsatz, alle aber tragen den Kern ein gutes Stück unter der Zellenmitte. Einige habe ich auch ohne Geißel, sonst genau von der gleichen Structur gefunden; dagegen sind andere (der Zahl nach verhältnismäßig wenige), die man als intermediäre Elemente beschreiben könnte; denn sie sind nicht so lang, zeigen eine mehr spindelförmige Gestalt und schieben sich in das Epithellager von unten zwischen dies und die innere Gewebsmasse ein (Fig. 13 *int*).

Diese besteht, um nach dem Macerationspräparat und zunächst nur vom histologischem Gesichtspunkte aus zu urtheilen, aus zwei ganz

Digitized by Google

verschiedenen Arten von Zellen. Die einen haben einen hellen runden Kern mit deutlichem Kernkörperchen (Fig. 13 m_1) und ein ungleichmäßig granulirtes Protoplasma, das theilweise sehr grobe, Dotterkörnern ähnliche Einlagerungen enthält. Die andern haben ein gleichmäßiges Protoplasma, einen mehr oblongen Kern mit feinem Kerngerüst (Fig. 13 m_2) und sind meistens spindelförmig oder amöboid, während die ersteren meistens rund sind. Zu den ersteren zählen die Zellen mit noch nicht verarbeitetem Nährmaterial, zu den letzteren die Bildner der Spicula.

Über die Anordnung, die die verschiedenen zelligen Elemente in der Larve einnehmen, geben genau quer geführte Schnitte durch nachherige Combination guten Aufschluss. Man überzeugt sich auch an solchen zunächst leicht davon, dass die Nadeln durchaus nicht frei herausragen. Der erste Schnitt am hinteren Pol angefangen (Fig. 16 *A* trifft nur Zellen, der zweite (*B* zeigt in der Mitte die äußerste Spitze der stecknadelförmigen Spicula, an den Seiten Gewebe und die Enden der Schaufelnadeln, erst auf dem folgenden Schnitt (Fig. 16 *C*) werden die Nadeln voll getroffen, immer nach außen von Zellen begrenzt. Diese Zellen gehören zu den oben erwähnten mit Kerngerüst, sind an den vortretenden spitzen Nadeln der Mitte spindelförmig und formveränderlich, an den Seiten, da wo sie zwischen den Schaufelnadeln liegen (Fig. 17 und 13), mehr rhombisch. Weiter vorn treten dann auch die andern oben erwähnten Zellen mit Einlagerungen im Protoplasma und scharf sichtbarem Nucleolus auf, immer mehr nach der Mitte zu gelegen. Noch besser tritt dies am Längsschnitt hervor, wo man deutlich sieht (Fig. 15 und 17 m_1), dass diese Zellen in der Mitte und Achse der Larve ihre Hauptlagerstätte haben. Nach vorn zu dagegen bilden, wenn wir die Spicula und ihre Zellen außer Acht lassen, zumeist spindelförmige und amöboide Elemente den Haupttheil der inneren Gewebsmasse. Diese selbst ist aber dort überhaupt ziemlich locker und spärlich, so dass eine thatsächliche Lücke entsteht, von der ich allerdings nicht feststellen kann, ob sie ein wahrer Hohlraum oder mit Gallerte erfüllt ist (Fig. 15 *h*). Die Form ist sehr ungleich in den einzelnen Exemplaren, sehr oft die eines Halbmondes im Längs-, eines Kreises im Querschnitt; der Umriss ist niemals ganz scharf begrenzt. Oft wird die Lücke durch darin ausgespannte Zellnetze (Fig. 15 m_2) eingeengt, oft durch außergewöhnliches Zurücktreten des übrigen Gewebes vergrößert; in andern Individuen scheint sie zu fehlen oder ist durch vieles darin sich netzförmig ausbreitende Gewebe ganz unregelmäßig

Digitized by Google

in der Form geworden. Einen besondern Antheil an der Bildung des Canalsystems für den künftigen Schwamm kann ich ihr nicht zuschreiben, dagegen sind einige andere Lücken in der mittleren und äußeren Gewebsschicht nicht ohne Bedeutung. Es sind dies einerseits scharf umrissene Lacunen von runder bis langovaler Gestalt im Innern der Larve, die von spindelförmigen oder anderen Zellen epithelial begrenzt werden; andererseits kreisförmige, ebenfalls sehr scharf umschriebene Lücken innerhalb der Kernmasse der äußeren Schicht (Fig. 15). Beide Arten von Hohlräumen werden noch später zu erwähnen sein.

Besondere Betrachtung verdient die überaus merkwürdige Anordnung der Spicula, über die man sich auf verschiedene Weise Aufschluss verschaffen kann. Dass außer den langen Skelettnadeln auch schon Mikrosklera, und zwar Bogen und Schaufeln, in der Larve vorhanden sind, hat bereits CARTER erwähnt (3 pag. 405), und an einem mit vorsichtigem Druck hergestellten Präparat überzeugt man sich leicht davon, dass für dieselben auch eine Regel der Vertheilung existirt. Die großen Stabnadeln finden sich nur in der Achse der Larve, die Schaufeln nach hinten, die Bogen nach vorn. Genaue Bilder erhält man aber nur durch Präparate, die die Spicula der Larve nach langsamer Zerstörung der Weichtheile in natürlicher, unveränderter Anordnung zeigen, ein Verfahren, das ich der gütigen Angabe meines Freundes E. A. MINCHIN verdanke. Unter einem Deckglas mit Wachsfüßchen wird die lebende Larve mit Eau de Javelle behandelt, nach etwa 6 Minuten mit Wasser abgespült und dann durch Alkohol etc. in Balsam gebracht. Da alle Proceduren vorsichtig vorgenommen werden und das Deckglas nicht drückt, so bleibt die natürliche Lagerung erhalten und bietet ein durch Regelmäßigkeit überraschendes, geradezu hübsches Bild (Fig. 15). Die Stabnadeln liegen in einem dichten Bündel beisammen, mit der Spitze nach dem hintern Pol zugekehrt, mit dem knopfförmig angeschwollenen Ende, das dann ebenfalls spitz zuläuft, nach der Mitte zu. Der Umfang des Bündels wird, da die Nadeln an einem Ende diesen Knopf tragen, hier größer als am andern Ende, und es entsteht dadurch eine mehr kegelförmige als cylindrische Figur des ganzen Packs. Die Nadeln selbst aber liegen so dicht wie möglich an einander und lassen nur in der Mitte einen axialen kleinen Hohlraum, der mit Zellen angefüllt ist, frei. Die bogenförmigen Spicula liegen in einem großen Halbkreis zerstreut mehr nach dem Vorderende zu, jedes mit einer sehr klaren und großen Zelle versehen, die

Digitized by Google

gerade den hohlen Theil des Bogens ausfüllt, ohne unter sich eine besondere Anordnung zu zeigen. Die Schaufeln dagegen liegen in kugeligen Haufen beisammen, und zwar so (jede Schaufel ist an beiden Enden ungleich), dass die breiteren Endigungen nach außen zu liegen kommen, die schmäleren in der Mitte der Kugel verschränkt sind. RIDLEY & DENDY (12 pag. XX) haben bereits solche Bündel erwähnt und wie CARTER die Ansicht ausgesprochen, dass diese Anordnung mit der Entstehung aus einer einzigen Mutterzelle zusammenhinge. Sie haben aber solche Bündel nur als Kreise in einer Ebene gezeichnet (12 Taf. 17 Fig. 7), nicht wie ich als Kugeln (Taf. 28 Fig. 20). Solche Kreise habe ich im erwachsenen Schwamm ebenfalls gefunden; der Umstand aber, dass diese Kugeln im Embryo vorkommen, spricht um so mehr dafür, dass diese Anordnung mit der Entstehung dieser Nadeln in Zusammenhang zu bringen ist.

Die Kugelbündel selbst sind ihrerseits wieder regelmäßig angeordnet, und zwar in einem Kranz am hintern Pol, dessen Mitte sie zum Durchtritte der langen, stecknadelförmigen Spicula freilassen. Bei den beiden von mir untersuchten Species ist dies übrigens ein wenig verschieden, denn während sich bei *E. lorenzi* die Kugeln, etwa 20 an der Zahl, fast nur in einer Reihe, in einem Kranze mit sehr weiter Öffnung anordnen, sind die Kugeln bei der viel größeren Larve von *lingua* bedeutend zahlreicher und ordnen sich in einem Kreissector an, der nur in der Mitte eine kleine Öffnung für die Spitze der Stecknadeln hat. Die Größe der einzelnen Schaufel in der Larve ist sehr gering (Fig. 19). Zum Vergleich gebe ich die mit der Camera lucida gezeichneten Schaufeln der Erwachsenen daneben (Fig. 18); bei *E. lorenzi* sind nach O. SCHMIDT's Definition zwei verschiedene Arten dieser Nadeln vorhanden, die auch im Umfang sehr verschieden sind, und die der Larve erreichen kaum die Größe der kleinen von beiden, sie sind auch in der Form etwas verschieden. Was die Mutterzellen je eines ganzen Bündels betrifft, so muss man diese, wenn solche vorhanden sind, auf einem viel früheren Stadium suchen. Jedenfalls sind die kugeligen Bündel der Larve von einer ganzen Anzahl Kerne, ebenfalls in regelmäßiger Anordnung, begleitet; ein Kreis liegt in der Mitte, ein anderer an der Peripherie der Kugel. Bei weiterer Isolation und an feinen Schnitten wird man gewahr (Fig. 19), dass zu jeder Schaufel 4 Kerne gehören, zwei am peripheren, zwei am mittleren Ende, von denen immer je einer dem Bogen der Schaufel rechts und links anliegt.

Nachdem man sich an Totalpräparaten von der regelmäßigen

Digitized by Google

Lagerung der Nadeln überzeugt hat, kann man dieselbe auch in jedem einzelnen Schnitt erkennen, nur dass dann immer nur Bruchstücke von Spicula getroffen sind, die aber eine Andeutung des ganzen Arrangements wohl erkennen lassen (Fig 17 *ch*).

Die Bedeutung dieser eigenthümlichen Anordnung ist nicht schwer zu finden. Sie liegt in dem Princip, den Raum auszunutzen, um auf diese Weise eine möglichst große Anzahl von Nadeln, die nachher im jungen Schwamm ausgebreitet werden, für den Transport bequem und zusammengedrängt zu führen, sowie etwa in einem Feldkoffer oder in dem Protzkasten eines Geschützes Alles in einander verpackt und jedes Fleckchen Raum ausgebeutet ist. Noch ein anderes Moment tritt bestimmend hinzu: das Schwimmen und seine Richtung. Der Embryo ist in einem früheren Stadium, im Körper der Mutter, eine Kugel, die nach O. Schmidt über und über flimmert. Erst vor dem Ausschwärmen streckt er sich, und dadurch wird die innere Masse am sog. nackten Pol entblößt (**13** p. 135). Eben so sind die Nadeln im Embryo vorher überall vertheilt und nehmen erst vor dem Ausschwärmen zugleich mit der Streckung ihre Anordnung ein. Die schweren, großen Nadeln liegen als Bündel in der Achse der Schwimmrichtung, etwas mehr in der hinteren Hälfte; ganz hinten die Aggregate der Schaufeln, ebenfalls nach Gleichgewichtsgesetzen regelmäßig vertheilt, und nach vorn die Bogennadeln, letztere zwar nicht in regelmäßiger Reihe, aber immerhin gleichmäßig zerstreut, so dass nirgends eine größere Anhäufung von ihnen eintritt. Man sieht, die auf den ersten Blick frappirende und an Radiärthiere gemahnende Anordnung der Nadeln des Skeletts hat nichts mit Cölenteratennatur zu thun, sondern erklärt sich als zweckmäßige Anpassung. Außerdem ist sie nicht das entwickelungsgeschichtlich frühere Stadium und bezieht sich nur auf die Nadeln, nicht auf die Weichtheile.

Es erübrigt noch, an den letzteren eine eigenthümliche Differenzirung am Vorderende der Larve zu erwähnen. Dies ist nämlich bei allen schwärmenden und bei manchen der zum Ausschwärmen reifen, im Follikel befindlichen nicht aus den hohen Cylinderzellen gebildet, sondern aus einem Zelllager mit Kernen, die direct an der Peripherie liegen (Fig 15 *d*) und nicht wie die Kerne der flimmernden Zellen durch einen schraffirten Zwischenraum (s. oben) von der Peripherie getrennt sind. Es ist dies Zelllager der auch schon im Leben sichtbare Schleier (oben pag. 415), der am Vorderende das in den Cylinderzellen enthaltene gelbe Pigment deckt. Ich habe zuerst daran gedacht, diese Zellen seien das von

Digitized by Google

Delage beschriebene, auf der ganzen Oberfläche zerstreute, unzusammenhängend über den Geißelzellen liegende »Ectoderm«; doch kommen sie nirgends vor als am Vorderende und bilden hier eine zusammenhängende weißliche Kappe, die schon im Leben scharf abgegrenzt zu sehen ist. Auf keinen Fall liegen zwischen dem Vorderende und dem »nackten« Hinterende andre solche Zellen über den wimpernden Elementen. Außerdem sind die Kerne der epithelartig das Hinterende begrenzenden Zellen von denen der innern Masse m_2 mit Kerngerüst an Größe und Aussehen nicht zu unterscheiden. Die in Rede stehenden Kerne am Vorderpol ähneln vielmehr den kleinen Kernen der Geißelzellen. Man könnte um so eher an deplacirte Kerne dieser Schicht denken, als auch am Vorderpol die vom gleichmäßigen Nebeneinanderstehen der Zellen herrührende Streifung vermisst wird und ein unregelmäßiges Bild erscheint (Fig. 15). Außerdem sind die Kerne der Wimperzellen da etwas dünner gesät und lassen hier und da Kerne der innern Schicht zwischen sich erkennen, so dass man die fraglichen Elemente wohl zu den oben beschriebenen intermediären Zellen rechnen darf.

Über die Bedeutung dieser Zellen giebt der Vergleich mit anderen Schwämmen einiges Licht. Bei der Larve einer *Axinella* und einer anderen verwandten Species finde ich nämlich an der homologen Stelle eine Anzahl von Zellen zwischen den Cylinderzellen, die, wenn auch selbst cylindrisch, doch viel breiter als diese sind. Sie sind sehr stark gekörnt und ähneln in ihrem ganzen Aussehen den mehrfach beschriebenen secernirenden Zellen der Spongien (17 Taf. 22 Fig. 8). Sie tragen den Kern zwar nicht an der Peripherie, noch weniger aber an der Basis, sondern in der Zellenmitte, innerhalb des gestrichelt erscheinenden Raums in Entfernung von dem Kern der Flimmerzellen. Ohne Zweifel stehen sie mit dem Ansetzen in Verbindung, und ich möchte die betreffenden Zellen bei *Esperia* als entsprechende Bildungen betrachten, die rückgebildeter oder vielleicht nur etwas modificirt sind.

Das Larvenleben ist von kurzer Dauer, wenn man für die Thiere möglichst normale Bedingungen nachzuahmen sucht, und nach Allem, was ich an vielen verschiedenen Schwämmen gesehen habe, kann ich nur der Meinung sein, dass ein kurzes Larvenleben und schnelles Ansetzen das Kriterium der Normalität der Entwickelung ist. Sehr oft habe ich constatiren können, dass, wenn ich am Morgen von den Fischern frische Schwammstücke erhielt, welche Larven ausgesandt

Digitized by Google

hatten, die letzteren, in besondere Gläser gebracht, theilweise schon am Nachmittag sich festgesetzt und die ersten Veränderungen durchgemacht hatten. Bei der Mehrzahl solcher isolirter Larven war die Metamorphose am andern Morgen begonnen, also in 6 bis höchstens 24 Stunden. Später setzten sich kaum noch andre Individuen an; sie hielten sich wohl theilweise noch recht lange Zeit im Glase, zeigten aber manche, meist abnorme Veränderungen und gingen dann ein, während die angesetzten rasch weiter wuchsen und unter günstigen Bedingungen bis zu ganz ansehnlichen Schwämmchen gezüchtet werden konnten. Am geeignetsten fand ich es, die großen Zuchtschalen während des Tags, bis an den Rand in andern Schalen stehend, kühl zu halten und bei Nacht in den großen Circulationsbassins untergetaucht aufzubewahren. Es ist mir auf diese Weise gelungen, nach Verlauf von zehn Tagen kleine Esperiakrusten von mehreren Millimetern Durchmesser und $1^1/_2$ mm Höhe zu erzielen.

Ein Punkt, von dem man erwarten sollte, dass ziemliche Klarheit herrschte, ist gerade derjenige, über den für die verschiedenen Schwammlarven die widersprechendsten Ansichten in der Litteratur existiren. Es betrifft dies den Pol des Ansetzens. Bald soll es das differenzirte nackte Hinterende sein (1 pag. 77), bald soll dies umgekehrt nach dem Ansetzen nach oben gerichtet sein (z. B. nach MARSHALL bei *Reniera*); bei *Chalinula* erfolgt nach KELLER (7 p. 338) das Ansetzen mit dem vorderen Pol und die Larve legt sich dann auf die Seite. Nach andern Autoren kann es jeder beliebige Punkt sein, der zum Ansetzen verwandt wird (6 pag. 38), und für *Esperia* sind gerade die beiden letzten Beobachter ganz entgegengesetzter Meinung: nach DELAGE ist es ein beliebiger Punkt des vorderen Pols, nach H. V. WILSON der differenzirte Hinterpol, womit die Larve sich ansetzt. Mir schien es, nachdem ich an *Esperia* und *Reniera* alle Möglichkeiten gefunden hatte, dass die betreffenden Beobachter nicht Fälle genug gesehen haben, um wirklich eine Regel aussprechen zu dürfen. Da in den Zuchtbedingungen immer eine Anzahl von Anomalien vorkommen werden, so wird, um letztere abzusondern, nur eine ausgedehntere Statistik einigen Aufschluss verschaffen können, die sich auf eine Reihe von Formen und auf eine möglichst große Anzahl von Individuen jeder Species bezieht. Alsdann wird sich aus der Menge der Fälle eine Regel herausschälen lassen.

So habe ich in der That 15 Fälle bei *Esperia* notirt, wo der hintere (Spicula-) Pol zum Ansetzen verwandt wurde, und 5 oder 6

Digitized by Google

unregelmäßig auf der Seite angesetzte Larven gesehen; dem stehen aber über 70 Fälle gegenüber, wo ich mit Sicherheit beobachtet habe, dass der vordere Pol als Ansatzbasis benutzt wurde und das die Spicula zeigende Hinterende nach außen und oben gerichtet war. Noch deutlicher zeigte sich dies Verhältnis bei einem *Gellius*, wo über $^9/_{10}$ aller Larven den Vorderpol als Ansatzbasis und den hintern (bei *Gellius* pigmentirten) Pol nach oben gerichtet aufwiesen. Bei einer *Axinella*, wo ich nicht so viele Individuen beobachten konnte, verhielten sich die mit dem Vorderende angesetzten Larven zu den andern etwa wie 5 zu 3; bei *Hircinia*, *Reniera* u. A. ließ sich dagegen stets wieder ein viel größeres Überwiegen der mit dem Vorderpol angesetzten nachweisen, etwa 75 Proc. aller Fälle. Es scheint mir aus alledem als Regel hervorzugehen, dass es nicht der durch Spicula oder Pigmentirung differenzirte, sondern der beim Schwimmen nach vorn gerichtete Pol ist, der als Ansatzbasis verwandt wird, und dass sich die Widersprüche der Autoren auf die oben erklärte Weise auflösen.

Während *Reniera* und *Gellius* gute Objecte sind, um den Pol des Festsetzens im Leben zu studiren, weil die entgegengesetzte Seite, der dann nach aufwärts gerichtete Pigmentfleck, noch eine Zeit lang nachher sichtbar bleibt (MARSHALL **10** pag. 228), eignet sich *Esperia* besonders gut dazu, um den Modus des Anheftens im Aufsichtsbild und Schnitt zu demonstriren, da nämlich die Spicula, besonders die Schaufelnadeln in solch charakteristischer Weise an einem Ende angeordnet sind. Man kann sich durch Abpassen der betreffenden ersten Stadien leicht Aufsichtspräparate herstellen, die bei hoher Einstellung die Chelae (Schaufelnadeln) noch in ihrer ursprünglichen Anordnung, bei tiefer die abgeflachte Basis zeigen, und hat auf diese Weise ein ständiges Document für einen sonst nur vorübergehend sichtbaren Process. Auch am Schnitt (Taf. 28 Fig. 25 *ch*) zeigt sich das noch einige Zeit nachher, bis die Nadeln sich bei zunehmender Abflachung des Schwammes vertheilt haben[1].

Den Process der Abflachung habe ich hauptsächlich an Exemplaren, die ich in weiten Schalen hielt, durch Eintauchen der Linsen in das

[1] Ich will nicht zu erwähnen vergessen, dass ich des öftern und bei verschiedenen Species Larven beobachtet habe, die sich zusammensetzten und dann verschmolzen. Während des Larvenlebens habe ich eine solche Fusion, die z. B. von METSCHNIKOFF bei Cölenteratenlarven erwähnt wird, nicht normaler Weise gesehen. Beim Ansetzen scheint es aber ein ganz gewöhnlicher Vorgang zu sein, der die Bildung einer größeren Colonie begünstigt.

Digitized by Google

Wasser, so gut es ging, im Leben zu verfolgen gesucht. Man erkennt auch an der lebenden, frisch angesetzten Larve deutlich, dass der »nackte« nicht gelblich schimmernde Pol nach oben gerichtet ist und zuerst noch einen völlig scharfen und runden Umriss hat, während von unten, von der Basis aus die Abflachung des Schwammes beginnt.

Man hat dann nach einiger Zeit das bekannte Bild junger Schwämmchen in der Metamorphose: nach außen einen hellen amöboiden Hof von ziemlicher Ausdehnung, der in seiner Contour stets wechselt, in der Mitte dagegen noch die Rundung der Larve (Taf. 27 Fig. 2), die aber bald nicht mehr als gleichmäßige Halbkugel, sondern aus Wellenlinien zusammengesetzt erscheint, welche jedenfalls mit der Abflachung in Verbindung zu bringen sind, und von unregelmäßiger Form ist. Zwischen beiden Theilen, dem amöboiden Hof und der noch runden Hauptmasse der Larve, befindet sich eine Zone von im Übergang begriffenem Gewebe (Fig. 2 *tr*). Gelingt es mit starker Vergrößerung auf eine günstige Stelle des amöboiden Randes einzustellen, so wird man gewahr, dass er aus sehr hellen flachen Zellen mit schimmernden Kernen besteht, so hell und mit so gleichmäßigem Protoplasma (Fig. 14), dass sie sich kaum vom Glas abheben. Diese Zellen strecken sich mitunter sehr weit vor, so dass sich ganze Zellennetze in ziemlicher Entfernung vom übrigen Schwammkörper befinden. Sehr oft treten diese weitverzweigten Zellcomplexe durch Querbrücken von Zellen wieder unter einander in Verbindung; sie sind in beständiger Bewegung, strecken spitze Fortsätze aus, ziehen andere ein, wie das des öftern an verschiedenen Spongien beschrieben worden ist.

Nach innen von diesen amöboiden Zellen folgt zunächst eine Zone etwas mehr granulirten und im Leben grünlich schimmernden Plasmas, das sich in die Übergangszone hinein fortsetzt. Diese selbst ist ganz undurchsichtig und lässt, so viele Mühe ich mir gab, keine Vorgänge erkennen. Dagegen kann man auf die Randpartie des noch runden Theils einstellen und wird hier im Anfang noch Wimpern in größeren Abständen gewahr, während das Bild, wie es die Cylinderzellen der Larve optisch boten, verschwunden ist.

Dass sich diese Cylinderzellen zugleich mit der ganzen Larve während der Metamorphose abflachten und die Oberhaut des künftigen Schwammes bildeten, habe ich nicht beobachtet, und es scheint mir, nach ihrem Aussehen zu schließen, auch nicht gut möglich. Sie sind so außerordentlich schlank, enthalten so wenig Protoplasmamasse,

Digitized by Google

bestehen fast nur aus dem Kern, und auch dieser ist sehr klein, dass sie, um die späteren Epithelzellen zu liefern, die viel größer sowohl an Kern wie Protoplasma sind, nothwendig verschmelzen müssten; dieser Process aber hätte keine Analogie, und es ist auch nichts davon wahrzunehmen. Um über die Bildung der definitiven Oberhaut und das Schicksal der Cylinderzellen Aufschluss zu erhalten, muss man Schnitte durch Larven, die möglichst kurz nach dem Ansetzen conservirt sind, zu Hilfe nehmen. An einem solchen (Taf. 28 Fig. 25; das Exemplar war wie manche andere günstiger Weise auf der Alge Halymenia dichotoma angesiedelt) sah ich zu meinem Erstaunen, dass die Masse der kleinen Zellen mit den kleinen Kernen sich jetzt innen befindet, und dass ein Lager von äußeren, epithelartigen Zellen, wie sie sich vorher am hinteren, jetzt oberen Pol befanden, von diesem aus die ganze Larve umgiebt (Fig. 25 *ep*). Auch an der Basis, auf dem Blatt, befinden sich solche Zellen von verschiedener Gestalt, manche mehr eckig, andere spindelförmig, noch andere plattgestreckt, alle aber von demselben Aussehen wie die in der Larve beschriebenen differenzirten Zellen der innern Masse mit gleichmäßigem Protoplasma und einem Kern mit Chromatingerüst. Auch im Innern finden sich solche Zellen (m_2) zwischen den Spicula und verschiedene von amöboider Form; ferner liegen da auch noch die andern früher beschriebenen Zellen der innern Masse, am Kern mit Nucleolus und am gekörnten Protoplasma deutlich zu erkennen. Theils liegen sie wie in der Larve noch zusammen, theils haben sie ihre Lage unter den kleinen kleinkernigen Zellen (*b*) angenommen. Diese gleichen, abgesehen davon, dass sich jetzt keine Geißeln mehr erkennen lassen, ganz den Wimperzellen der Larve und bilden im Innern eine compacte Masse, nur unterbrochen von einigen runden, schon in der Larve erwähnten Lacunen und wenigen großen Zellen mit Nucleus und Nucleolus, sowie einigen dazwischen geschobenen Spicula.

Die festgeheftete Larve besteht auf diesem Stadium wie die frei schwärmende hauptsächlich aus zwei verschiedenen Gewebsschichten, die im Aussehen ganz dieselben wie die der Larve sind; es bleibt daher nichts Anderes übrig, als anzunehmen, dass die innern und untern Zellen mit kleinern Kernen eines solchen Stadiums (Fig. 25 *b*) dieselben sind, wie die äußern kleinkernigen Elemente der Larve (Fig. 15 *a*), und dass die obern und äußern Zellen des gerade angehefteten Stadiums (Fig. 25 *ep*) den innern und hintern Zellen der Larven (Fig. 15 u. 17 *ep*, m_2) entsprechen, dass also beide Zell-

Digitized by Google

schichten in der Metamorphose (wie bei *Sycandra raphanus*) ihre Lage zu einander verändert haben. Dieser Wechsel scheint mit dem Ansetzen in directer Verbindung zu stehen, indem die Masse der kleinkernigen Elemente am Vorderpol zusammengedrängt wird, und indem zuerst am Hinterende, dann von allen Seiten die Zellen der innern Schicht um sie herum wachsen.

Einen Fingerzeig hierfür bietet auch eine wiederholte Beobachtung am lebenden Object, die ich mir vor Anfertigung der Schnitte nicht erklären konnte, und die auf Taf. 27 Fig. 10 u. 11 wiedergegeben ist. Wenn es mir nämlich einmal gelang, auf die vorhin erwähnte Übergangsschicht zwischen amöboidem Hof und noch halbrunder Larve (Fig. 2 *tr*) einzustellen, so dass sich trotz der sonstigen Undurchsichtigkeit eine kleine durchschimmernde Stelle am Rand mit starken Linsen anschauen ließ, so zeigte sich ein Bild, als ob sich spindelförmige Zellen über die Flimmern, die dann in großen Abständen stehen und matt schlagen, herüberschöben (Fig. 10), und diese letztern sich ins Innere zurückzögen. Nach kurzer Zeit waren sie vollständig verschwunden; die spindelförmigen, theilweise auch platter gestreckten Zellen bildeten die äußerste Schicht der sonst vollkommen undurchsichtigen Masse (Fig. 11) und begannen bald amöboide Fortsätze auszusenden.

Es wird nicht unerwünscht sein, diese eigenthümliche Lageveränderung der Gewebsschichten der Larve noch an andern Schwämmen dieser Gruppe zu constatiren. In der That habe ich ähnliche Bilder bei mehreren Vertretern der Desmacidonidae gesehen. Noch vor *Esperia* gab mir eine *Axinella* einen klaren Hinweis auf diese Vorgänge. Bei dieser tritt nämlich, da die innere Masse weniger durch verschiedenartige Spicula etc. differenzirt und complicirt ist, vielmehr eine starke Gallerte enthält, der Unterschied zwischen beiden Gewebsschichten der Larve noch stärker hervor; und nach dem Ansetzen erhält man ein Bild, auf dem die kleineren Kerne ohne jede Beimischung die Centralmasse dieses Stadiums bilden, während die vorher innere Schicht nicht epithelartig, sondern als eine mehrschichtige und Zellen in Gallerte eingebettet enthaltende Masse außen herumliegt.

Bei *Clathria coralloides*, deren Larven denen von *Esperia* im Bau außerordentlich ähnlich sind, habe ich ein Stadium einige Minuten nach dem Ansetzen abfassen können, wo die Verschiebung im Beginnen war. Die Zellen der wimpernden Schicht befanden sich, wie sich an Schnitten herausstellte, in ungleichen Abständen von der

Digitized by Google

Oberfläche: manche noch frei nach außen, andere schon von spindelförmigen Zellen bedeckt im Innern befindlich, aber noch nahe der Oberfläche, wieder andere ziemlich ins Innere zurückgezogen, durch einen beträchtlichen Gewebsraum von außen geschieden, so dass an einem Exemplar alle Abstufungen dieses Vorgangs zu sehen waren.

Wenn wir uns nunmehr wieder zu den im Leben sichtbaren Veränderungen bei *Esperia* wenden, so werden wir (Fig. 3) gewahr, dass sich der scharfe Unterschied, der sich früher zwischen amöboidem Hof und Larvengewebe befand, allmählich ausgleicht. Es scheint immer mehr von dem sich umformenden Gewebe (*tr*) nachzurücken, und es befindet sich eine breite Zone bereits umgeformten wirklichen Schwammgewebes zwischen dem amöboiden Rand und dem noch larvenförmigen Theil. Dieser ist auch nicht mehr so hoch, sondern nur noch flach gewölbt, durch viele wellenförmige Einsenkungen unterbrochen (Fig. 3 *w*); nach etwa zwei Stunden ist von diesem larvenartigen Theil gar nichts mehr zu sehen, überall finden sich in verschiedener Richtung das Gewebe herausspannend Nadeln (die Schaufeln stets noch mehr im obern Theil), und das Ganze hat den gleichmäßigen Charakter des definitiven Gewebes (*d*) angenommen mit Ausnahme der amöboiden Randpartie. Diese ist nicht mehr so breit wie auf den vorangehenden Stadien: sie hebt sich (Fig. 7) von dem übrigen Schwammrand sehr scharf ab, streckt sich aber nicht mehr so weit nach außen, wie auf einem früheren Stadium (Fig. 14 und Fig. 2 *am*), wo oft ganze Reihen von Zellen sich radiär zum Schwammumriss befanden, sondern besteht aus einem Lager von meist je einer Zelle Breite. Die Bewegungen dieses Randes sind auch nicht mehr so lebhaft, wie im Anfang, so dass man oft länger beobachten muss, um namhafte Veränderungen in den amöboiden Fortsätzen zu bemerken.

Eine sehr eigenthümliche und zuerst frappirende Erscheinung kann man auf diesem Stadium öfters beobachten, nämlich ein verhältnismäßig rasches Kriechen des ganzen Schwammes. Die eine Seite zieht ihre protoplasmatischen Fortsätze ein, die andere benutzt sie desto lebhafter, und der Schwamm bewegt sich nachrückend in der Richtung der letzteren gleich einer colossalen Amöbe, um nach einer Zeit eine andere Stelle der Peripherie zum Kriechen zu benutzen oder auch durch allseitiges Ausstrecken von Fortsätzen wieder in den festhaftenden Zustand überzugehen. Auf diesem Stadium, als ziemlich flache und gleichmäßige Kruste mit amöboidem Rand, verharrt der Schwamm äußerlich einige Zeit, etwa 1—1½ Tage,

Digitized by Google

doch gehen auch' da Veränderungen mit ihm vor, die allerdings, da er vollkommen undurchsichtig ist, nicht im Leben, sondern nur mit Zuhilfenahme von Schnitten zu studiren sind.

Man sieht an solchen (Fig. 26), dass der äußere Umriss nicht mehr wie in Fig. 25 der halbkugelförmige der Larve mit ausgebreitetem unterm Rand ist, sondern dass sich die allgemeine Abflachung, die sich im Leben zeigt, auch an dem Umriss des Schnittes darstellt. Einzelne Nadeln bewirken eine geringe Unregelmäßigkeit durch Hervorwölben der ansteigenden Seitenlinien: im Ganzen hat aber der Schwamm auf diesem Stadium die Form eines sehr sanft abfallenden Kegels, der namentlich an den Randpartien ganz allmählich verläuft, eine Form, wie ich sie bei *Spongilla* genau beschrieben habe (9 pag. 543). Bemerkenswerth ist, dass nicht die ganze Fläche als Ansatzbasis verwandt wird, sondern nur umschriebene Stellen (Fig. 26 *f*) besonders gegen den Rand zu, ein Verhalten, das HEIDER bei *Oscarella* ähnlich dargestellt hat (8 pag. 204). Es entstehen dadurch ziemlich geräumige Spalten unter dem jungen Schwamm, und auch am lebenden kann man sich vom Vorhandensein derselben überzeugen, indem größere und schnell schwimmende Infusorien auf der einen Seite des Schwämmchens hinein-, auf der andern herausschlüpfen, ohne ihre Bewegung zu verlangsamen.

Im Innern lassen sich auf diesem Stadium eben so wie auf dem vorangehenden und in der Larve noch deutlich zwei Schichten, »die obere« und »die untere«, aus einander halten. Erstere besteht außer dem Epithel hauptsächlich aus den ihm ganz gleichenden differenzirten Zellen m_2, die theils spindelförmig, theils amöboid sind; letztere außer dem Epithel aus den kleinen kleinkernigen Zellen, theilweise untermischt mit den früher erwähnten großen Zellen mit Nucleolus und grobkörnigen Einlagerungen. So viel ich durch Vergleich mit H. V. WILSON entnehmen kann (18 pag. 515), sind diese Zellen die Elemente, die er für die Bildner der Geißelkammern ansieht; diese Meinung kann ich aber nach den Bildern darauf folgender Stadien nicht theilen.

Die Nadelbündel haben sich nunmehr schon gesondert, namentlich sind die stecknadelförmigen Spicula jetzt in allen Richtungen zu finden. Ein sehr bezeichnendes Bild von deren Vertheilung auf etwa diesem Stadium giebt Fig. 22, einem gefärbten Aufsichtspräparat entnommen. Das Exemplar ist auf dem Glas, an das es sich angesetzt hatte, nach Durchmachung aller Proceduren bis in Canadabalsam gebracht worden. Man sieht das vordem in der Larve

Digitized by Google

zusammengepackte Bündel der Stabnadeln zwar in völliger Auflösung, bemerkt jedoch in der Richtung der Nadeln, die alle mit dem Knopf nach auswärts, mit der Spitze gegen die Mitte zu zeigen, noch eine Andeutung der früheren Zusammengehörigkeit. Doch liegen diese Spicula nicht in einem Kreis, sondern in einer sehr charakteristisch gedrehten Schraubenlinie, die durch die letzte Drehung des obern wimpernden Theils der Larve, während der untere schon fixirt ist, entstanden gedacht werden kann. Die Bündel der Schaufelnadeln sind zwar noch nicht ganz aufgelöst, jedoch nicht mehr so dicht und kugelig wie in der Larve, sondern unregelmäßig und höchstens 6—8 Schaufeln enthaltend. Das betreffende Totalpräparat zeigt ebenfalls, dass die Larve nicht überall befestigt ist, sondern sich ein ziemlich geräumiger Hohlraum unter ihr befindet. Dieser kommt dadurch zum Ausdruck, dass am gefärbten Präparat sich eine mittlere, dünnere und durchscheinende Zone zeigt, während im Umkreis, da wo die Larve der Unterlage direkt aufsitzt, ein großes Gebiet völlig undurchsichtigen Gewebes ist, um so undurchsichtiger, als sich in ihm die dicht gelagerten kleinen Zellen befinden.

Eine weitere Veränderung, die jetzt im Leben Platz greift, lässt sich ebenfalls an diesem Präparat sehen: das Zurückziehen des amöboiden Hofs und die allmähliche Annahme des definitiven Umrisses *ep* im Gegensatz zu den amöboiden Stellen *am*. Auch am lebenden Object lässt sich das gut beobachten (Fig. 5): die amöboiden Fortsätze werden immer weniger spitz und ragen nicht mehr so hervor; endlich werden sie ganz zurückgezogen, und der Rand erhält eine scharfe, bei genauer Einstellung doppelte Grenzlinie, die nur durch die Spicula mitunter gebrochen wird. Die durchsichtigen Partien am Rand in Fig. 22, die die einzelnen Zellkerne zeigen, sind mit Ausnahme der äußersten amöboiden Stellen (Fig. 7) kein einfaches Lager, sondern bestehen aus mehreren, mindestens zwei Schichten, manchmal auf große, flache Strecken hin, und lassen eine Intercellularsubstanz zwischen sich deutlich erkennen. Es zeigt dies ein Schnitt durch die Randpartie auf solchem Stadium bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 23). Die Zellen des Randes, die amöboiden sowohl, wie die weiter nach innen liegenden (*ep* und m_2), sind dieselben Elemente im Aussehen, die in der Larve das Epithel am sog. »nackten« Pol gebildet haben und auch im Innern als differenzirte Elemente vorkommen (Fig. 17 m_2), mit klarem Protoplasma, etwas ovalem Kern und feinem Chromatingerüst, und von sehr verschiedener Gestalt,

Digitized by Google

spindelförmig, rund, amöboid u. s. w. Außerdem finden sich die andern Zellen, die hauptsächlich an ihrem Nucleolus kenntlich sind und sehr viele, theilweise große Einlagerungen aufweisen. Es scheint mir ebenso wie bei *Spongilla* (9 pag. 548), dass dies Neuerwerbungen, nicht Reste des Dotters sind, auch nicht Zellkerne; denn sie liegen manchmal in großer Anzahl in einer Zelle, sind an Größe sehr verschieden und von sehr unregelmäßiger Gestalt. Die betreffenden Zellen scheinen mir, wie im erwachsenen Schwamm, zum Transport aufgenommener und zu verarbeitender Stoffe zu dienen. Die kleinen Zellen (*g*) sind durch sie manchmal getrennt, liegen aber meistens noch in dichtem Gedränge zusammen. Eine gallertige Bindesubstanz ist auf diesem Stadium, hauptsächlich nach oben und außen zu, zwischen den Zellen m_2 vorhanden.

Die Vertheilung der einstweilen noch zusammengedrängten Elemente in dem jungen Schwamm und ihre Anordnung zu dessen Canalsystem ist die nächste Aufgabe der Metamorphose. Sie lässt sich in einigen Zügen wenigstens auch im Leben verfolgen. In der bisher gleichmäßig undurchsichtigen Masse treten nach dem ersten Tag (nach der von verschiedenen Autoren, z. B. Metschnikoff bei *Halisarca*, erwähnten »Ruhepause«) hellere mehr durchschimmernde Stellen auf, theils von rundem, theils von ovalem Umriss und von sehr verschiedener Größe, die runden meist sehr klein, die ovalen meist ziemlich groß. Es sind dies, wie Schnitte auf diesem Stadium zeigen (Taf. 28 Fig. 27), Subdermalräume, Geißelkammern und ausführende Gänge in verschiedenen Entwicklungsphasen. Der Schwamm besteht auf diesem Stadium ebenfalls noch wie bisher aus zwei gut unterscheidbaren Partien, einer untern und einer obern. Letztere enthält unregelmäßige Lacunen (Fig. 27 *sub*), die von denselben hellen Zellen, die das Außenepithellager bilden, begrenzt werden, die Subdermalräume. Die dadurch entstehenden Gewebsbalken werden durch Gallertmasse mit ähnlichen Zellen (den éléments conjonctifs der neueren französischen Autoren) sowie durch solche Zellen mit granulösen Einlagerungen ausgefüllt. Wenn sich hier meine Beobachtungen über die gesonderte Entstehung der dermalen Räume denen von Delage und theilweise auch von Wilson anschließen, so ist dies bezüglich der Geißelkammern nicht der Fall. Die Zellen mit Einlagerungen, die allerdings nach Färbung mit Borax-Carmin wie vielkernig aussehen, kann ich mit deren Entstehung nicht in Verbindung bringen, von Kerntheilungsfiguren (4 pag. 655) habe ich nichts wahrnehmen können; vielmehr scheint es mir nach meinen Schnitten,

Digitized by Google

dass die Kammern unabhängig von diesen großen Zellen mit Nucleolus (wahrscheinlich den formative cells Wilson's, 18 pag. 515) durch Aggregirung der kleinkernigen, kleinen Zellen entstehen, die in der Larve das wimpernde Epithel gebildet haben und bei der Metamorphose nach innen gerückt sind. In der That sieht man die Mehrzahl dieser Zellen auf diesem Stadium sich zu kleinen runden Hohlräumen gruppiren (Fig. 27 *gk*), die man unbedingt als Kammern ansprechen muss. Andere dagegen arrangiren sich mehr zu großen Lacunen, zu langen Gängen, die man theilweise in Verbindung mit den Kammern sieht, und scheinen mir auf diese Weise die ausführenden Gänge zu bilden. Bezüglich des letzteren Punktes befinde ich mich in Übereinstimmung mit Delage, nur dass Dieser alle Wimperzellen der Larve in ausführende Canäle aufgehen lässt, dagegen im Gegensatz zu Wilson, nach dem die Wimperzellen der Larve die Oberhaut des künftigen Schwammes bilden. Ich kann, abgesehen von den dargestellten morphologischen Vorgängen, auch aus den oben erwähnten histologischen Gesichtspunkten (pag. 426) diese Ansicht nicht theilen; andrerseits scheint mir die Schwierigkeit, dass sich aus den cylindrischen Geißelzellen der Larve die überaus schlanken Zellen der Kammern durch Contraction bilden, gering, zumal neuerdings ähnliche Formveränderungen am ausgewachsenen Schwamm beobachtet worden sind[1].

Eine vorzeitige Andeutung der Hohlräume des Schwammes, wie dies bei Larven öfters vorkommt, sehe ich in den von mir beschriebenen (oben pag. 419) Lacunen der innern Masse und in den scharf kreisrunden Lücken zwischen den Kernen der äußern Wimperschicht.

Wir haben also auf diesem Stadium schon einen einfachen Schwamm, der aus den zwei Hauptpartien Choanosom und Ectosom besteht, und — es ist nicht uninteressant, sich dies klar zu machen — diese Unterscheidung bestand von vorn herein in der festgesetzten Larve. Das Choanosom liegt nach der Basis zu und enthält außer den Kammern noch die aus dem gleichen Material gebildeten ausführenden Gänge, ferner das Epithel und verbindende Elemente. Das Ectosom befindet sich in ziemlich einfacher Gestalt oberhalb davon und enthält die Subdermalräume, ebenfalls von Epithel überkleidet, sowie die einführenden Gänge. Die Öffnungen dieses

[1] E. A. Minchin, Some Points in the Histology of *Leucosolenia clathrus* O. S. in: Z. Anzeiger 15. Jahrg. 1892 N. 391.

Digitized by Google

zuleitenden Systems zu den Kammern sind allerdings noch nicht gebildet, eben so wenig das Osculum; auch haben sich noch nicht alle kleinen Zellen der Choanomasse vertheilt und geordnet: dennoch lässt sich jetzt schon die morphologisch wichtige Unterscheidung im Bau der complicirten Schwämme genau zeigen, und beweisen, dass sie auch embryologisch schon vorbereitet war.

Die vollständige Ausbildung des Schwammes und seines Canalsystems ist jetzt bald, etwa am dritten Tage vollendet und hat als hauptsächlich wahrnehmbares Moment die Anordnung der Nadeln in Zügen. Schon am lebenden jungen Schwamm sieht man, dass die bisher mehr flachkugelige Form durch hervortretende Nadeln, die das Außenepithel gallertartig vor sich her schieben, unterbrochen wird. Dies tritt immer mehr ein, so dass (Fig. 4) bald die ganze Oberfläche der Larve von solch zackigem Umriss ist, ausgenommen eine ziemlich flache, aber doch aus mehreren Zellschichten und Bindesubstanz bestehende Randpartie (*d*), die jetzt nur noch selten in amöboide Ausläufer endet (*am*). Auch die Subdermalräume und die andern Lacunen werden zahlreicher, die Kammern als kleine runde Höhlen deutlich sichtbar; mitunter kann man sogar an günstigen Stellen in ihnen das Spiel der Geißeln wahrnehmen, allerdings mehr durch die Bewegung im Wasser, ohne Einzelheiten zu erkennen. Durch die zunehmende Vertheilung der Gewebe und die Ausbildung der Hohlräume wird der ganze Schwamm viel weniger compakt als auf früheren Stadien und bei seiner flachen Form im Leben wenigstens verhältnismäßig durchsichtig, so dass man manche Einzelheiten am unberührten Object mit starker Vergrößerung beobachten kann.

Bei Einstellung auf den Rand bemerkt man, dass die Nadeln nicht frei herausragen, sondern überall mit einem epithelialen Überzug versehen sind (Fig. 6). Selbst wenn die Nadel sehr weit hervorsteht, ist sie (Fig. 8) nicht nackt, sondern von einem feinen zelligen Überzug bekleidet, der einen deutlichen, im Leben als helles Bläschen schimmernden Kern erkennen lässt. An manchen Stellen wird man außerdem die Schaufelnadeln gewahr (Fig. 6 und 8 *ch*), meist ganz zerstreut, nur selten noch zu zweien oder mehreren zusammenliegend. Ferner zeigen sich eigenthümliche, auf dem optischen Schnitt wie ein Siegelring aussehende Zellen, die an der Stelle, welche dem Stein im Ring entspräche, den Kern tragen (Fig. 6 und 8 *si*). Ob das, was sie umschließen, Gallerte oder Vacuolen oder die Anlage eines künftigen Hohlraumes ist, vermag ich nicht zu

Digitized by Google

entscheiden. Öfters erkennt man, namentlich an zeltartig vorgespannten Stellen, auch Subdermalräume (Fig. 6 und 8), von mehr oder weniger flachen Zellen begrenzt. Endlich sieht man einzelne mit Körnern beladene Zellen schon manchmal im Leben deutlich unter der Oberhaut.

So viele Dinge man aber auch hier in unveränderter Lage im Leben sehen kann, die man durch Zerzupfen des erwachsenen Schwammes niemals zu Gesicht bekommt, genaueren Aufschluss erhält man doch nur von Schnitten durch diese Stadien, also etwa am 3.—5. Tage conservirte Individuen. Fig. 28 giebt das völlige Bild eines fertigen Schwammes, der trotz seiner Kleinheit alle Eigenthümlichkeiten und Systeme eines solchen besitzt, und, wie man sich am Wasserstrome überzeugen konnte, auch als solcher fungirte. Die Unterscheidung in Choanosom und Ectosom zeigt sich hier deutlich ausgesprochen: die Circumferenz ist nicht mehr rund, sondern durch die vorwölbenden Nadeln ziemlich regelmäßig zackig. Diese sind deutlich in Zügen geordnet, noch nicht in solch massiger Weise wie bei den Erwachsenen (Fig. 21), dass eine Nadel dicht neben der andern sitzt, alle durch ein sehr starkes Spongingerüst verkittet, sondern noch in mehr einfacher und primitiver Art. Der Zug wird zunächst nur aus wenigen Nadeln gebildet; alle liegen zwar in gleicher Richtung, aber nicht in gleicher Höhe, Kopf und Kopf, Spitze und Spitze zusammen, sondern staffelförmig parallel (Fig. 28), von begleitenden Zellen zusammengehalten. Durch Färbung mit Orange G. konnte ich diese Zellen etwas von den umgebenden Elementen unterscheiden und bemerkte mit starker Vergrößerung (Fig. 24 *sp*), dass sie sich zwar im Allgemeinen den »conjonctifs« mit klarem Protoplasma durch ihren Kern mit dem feinen Chromatingerüst und durch das allgemeine Aussehen nähern, dass sie aber durch eine streifige Zeichnung im Protoplasma, die mit der Richtung der Nadelzüge verläuft, sich deutlich als differenzirte Elemente kennzeichnen. Es ist dies erste Entstehen der die Nadeln verbindenden Kittsubstanz wohl dazu geeignet, eine Andeutung über das Auftreten des Spongins in der Phylogenese zu geben; meine Beobachtungen stehen in Übereinstimmung mit den theoretischen Ansichten, die Ridley & Dendy hierüber geäußert haben (12 pag. XXIII).

Auch das übrige Gewebe zeigt seine Weiterentwicklung zur definitiven Ausbildung an solchen Schnitten deutlich. Die Masse der kleinen Zellen ist völlig geordnet, die Kammern liegen in großer Anzahl in Gruppen beisammen; andere der kleinen Zellen haben

Digitized by Google

sich in Gänge und zu größeren Höhlen angelegt. Man sieht solche Gänge mit verschiedenen Wandungen, manche noch aus den kleinen Zellen gebildet, mit Kernen dicht an einander, andere mit flacheren Zellen und dazwischen manche Abstufung. Auf keinen Fall bilden diese Gänge allein die ausführenden Canäle, es kommen ihnen von außen die epithelialen Zellen entgegen, und wo die einen dann anfangen und die andern dann anfhören, ist schwer zu entscheiden. Von den Kammern sieht man einige in die snbdermalen Räume sich öffnen. Im Wesentlichen ist so der Ban des fertigen Schwammes vollendet, da anch das Osculum auf diesem Stadium gebildet ist. An Schnitten erscheint es als eine sehr weite, sich meist seitlich öffnende Lacune von nnregelmäßiger Form, die nach innen in Kammern oder in die erwähnten Gänge führt (Fig. 27 u. 28). Im Leben stellt es sich als eine weite Röhre dar, welche bei Einstellnng auf die Mitte aus zwei getrennten Lagern von epithelialen dünnen Zellen besteht (Fig. 9 *A*), die so schmal sind, dass ihr Plasma durch den Kern ganz vorgewölbt erscheint. Diese Zellen scheinen der Contraction fähig zn sein, denn ich habe beobachtet, dass das Osculum nicht immer geöffnet blieb, sondern zn Zeiten nach oben eine runde geschlossene Kuppel bildete. Bei Einstellung anf die höchste Stelle zeigte sich dann ganz deutlich ein verschließender Zellüberzng (Fig. 9 *B*), der jedoch kein vollkommenes Plattenepithel darstellte, sondern aus unregelmäßig amöboiden, durch feine Ausläufer zusammenhängenden Zellen zu bestehen schien, die alle in oder auf einer Grundmasse liegen. Auch das übrige Außenepithel zeigte eine solche Structur, auf die am besten Götte's Beschreibung (6 pag. 15) passt: »Im Schnitte ein scheinbares Flächenepithel von Zellen, die allseitig mit zngeschärften Rändern znsammenstoßen, am Flächenbild ein weitmaschiges Zellennetz.«

Der Schwamm hat auf diesem Stadium seine größte Abflachung im Verhältnis zu seiner Höhe erreicht. Er besteht znm größten Theil nur aus epithelialen Geweben, also Außenschicht, Kammern und zunnd abführenden Gängen, dagegen nehmen die Zwischensubstanz und deren Zellen wenig Raum ein. Von jetzt ab wächst er jedoch auch an Höhe und Masse, entsprechend der späteren Form der röhrigen *Esperia lorenzi*. Es ist sehr merkwürdig, wie schon die jungen Schwämmchen nach diesen allerersten Tagen die charakteristische Gestalt der erwachsenen annehmen. Junge Exemplare von *Gellius* z. B., wo die erwachsenen drehrunde, verzweigte Massen bilden,

Digitized by Google

die wie verflochtene knorrige Baumwurzeln auf dem Meeresgrund ausschauen, nehmen schon auf diesem Stadium den charakteristischen Habitus an. Sie zeigen sich, nach vollkommener Abflachung der Larve, sobald sich der amöboide Hof zurückzuziehen beginnt, schon nach kurzer Zeit nicht mehr flach kegelförmig, sondern werden zu horizontal liegenden Cylindern und verzweigen sich bald, so dass schon Exemplare, die nur wenig über 1 mm groß sind, ganz das Aussehen der erwachsenen Form bieten. Andrerseits wächst die *Esperia* aus dem flachkegelförmigen Stadium röhrig in die Höhe, eine *Reniera*, die ich beobachtete, breitete sich zur überall gleich dicken Kruste aus u. s. w. Alles das geschieht natürlich in einem Stadium der Metamorphose, nachdem die Abflachung der Larve vorbei ist und die Gewebe sich bereits gesondert haben.

Man kann auf diese Weise verschiedene Perioden der Verwandlung unterscheiden, die schon äußerlich im Leben gut hervortreten und auch von innern Veränderungen entsprechend begleitet sind. Sie markiren sich am besten in vier verschiedenen Stadien:

1. Übergangsstadium, in der Mitte noch Larvengewebe enthaltend, nach außen ein breiter amöboider Hof, zwischen beiden Übergangsgewebe (Fig. 2).

2. Abgeflachtes Stadium; Larvengewebe bereits umgeformt und gegen den Rand hingerückt, letzterer schmal, amöboid (Rand wie Fig. 3, aber Mitte weiter vorgeschritten als dort). Umriss rund. Gestalt sehr flach kegelförmig (1 Stunde).

3. Zurückziehen des amöboiden Randes, Annehmen des definitiven Umrisses (Fig. 22). 1—2 Tage.

4. Definitive Form des Schwammes, Nadeln in Zügen geordnet. Osculum gebildet. Nach dem 3. Tag.

Da sich die hier dargestellten Beobachtungen nur auf eine ganz bestimmte Abtheilung der Monaxonida beziehen, die ja, von den Hornschwämmen abgesehen, die modificirtesten Formen des Typus sind, so scheint es mir nicht rathsam, einstweilen von diesen Thatsachen aus allgemeine Vergleiche über die Entwicklung der verschiedenen Schwammgruppen anzustellen oder gar Schlüsse über die Stellung der Spongien im System zu ziehen. Es werden gegenwärtig von verschiedenen Seiten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Schwämme angestellt, und es lässt sich hoffen,

Digitized by Google

dass in einiger Zeit eine breitere Basis für die Ableitung allgemeiner Folgerungen vorhanden ist, als sie heute besteht.

Neapel, im Februar 1892.

Litteraturverzeichnis.

1. Ch. Barrois, Mémoire sur l'embryologie de quelques Éponges de la Manche. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 3 1876.
2. H. J. Carter, On the Origin of the mother cell of spicules in sponges. in: Ann. Mag. N. H. (4) Vol. 14 1874. pag. 100.
3. —— On the development of the marine sponges. ibid. pag. 321.
4. Y. Delage, Sur le développement des Éponges siliceuses. in: Compt. Rend. Tome 110 1890.
5. —— Sur le développement des Éponges (*Spongilla fluviatilis*). ibid. Tome 113 1891.
6. A. Götte, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Spongilla fluviatilis*. 3. Heft der Abh. zur Entwicklungsgesch. der Thiere. Hamburg u. Leipzig 1886.
7. C. Heider, Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. 1886.
8. C. Keller, Studien über Organisation und Entwicklung der Chalineen. in: Zeit. Wiss. Z. 33. Bd. 1880.
9. O. Maas, Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890.
10. W. Marshall, Die Ontogenie von *Reniera filigrana*. in: Zeit. Wiss. Z. 39. Bd. 1882.
11. E. Metschnikoff, Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. in: Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874.
12. S. O. Ridley & A. Dendy, Report on the Monaxonida. in: Rep. Challenger Vol. 20. 1887.
13. O. Schmidt, Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien. in: Zeit. Wiss. Z. 25. Bd. Suppl. 1875.
14. F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*. in: Zeit. Wiss. Z. 25. Bd. Suppl. 1875.
15. —— Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Spongien. 5. Mittheilung. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*. ibid. 31. Bd. 1878.
16. —— Dasselbe. 6. Mittheilung. Die Gattung *Spongelia*. ibid. 32. Bd. 1879.
17. G. C. J. Vosmaer, Spongien (Porifera). in: Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig u. Heidelberg. 1887.
18. H. V. Wilson, Notes on the Development of some Sponges. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5. 1892.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Esperia lorenzi*. Taf. 27 enthält Bilder nach dem Leben und nach Macerationspräparaten; Taf. 28 Bilder nach Schnitten und Aufsichtspräparaten. Bei letzterer Tafel sind die Umrisse mit der Camera lucida gezeichnet.

Tafel 27.

Fig. 1. Larve von *Esperia lorenzi* im Schwimmen, etwas contrahirt, bei halb durch-, halb auffallendem Licht. *a* durchsichtige, wie schraffirt erscheinende Randpartie. *b* völlig undurchsichtiger, aus dichtem Gewebe bestehender Theil. *h* halb durchscheinendes lockeres Gewebe der Mitte, theilweise Hohlraum. *p* hinterer weißlicher Pol mit durchscheinenden Nadeln.

Fig. 2. Aufsichtsbild der vor Kurzem festgesetzten Larve, in ihrem unteren Theil bereits ausgebreitet, in ihrem oberen noch die ovale Form der Larve zeigend. *am* amöboide Randpartie. *w* runder Theil in Wellenbewegung mit noch wimpernden Zellen. *tr* Übergangszone.

Fig. 3. Dieselbe Larve eine Stunde später. Abflachung des runden Theils vorgeschritten, amöboider Rand mehr zurücktretend und definitives Schwammgewebe (*d*) zwischen ihm und der Übergangszone (*tr*) gebildet.

Fig. 4. Schwamm vom dritten Tag; theilweise noch amöboider Rand (*am*), größtentheils definitive Contour (*dc*) mit über die Nadeln gespanntem Außenepithel. *o* Osculum gebildet. Da wo das Gewebe weniger dicht ist, schimmern Subdermalräume (*sub*) und Kammern durch. *d* flache, aber definitive, nicht amöboide Randpartie. (Stadium wie Schnitt Fig. 28.)

Fig. 5. Ein Stück des sich zurückziehenden amöboiden Randes. *d* definitive Contour. *am* amöboider Theil.

Fig. 6 u. 8. Stücke der definitiven Randpartie mit über die Nadeln gespanntem Epithel bei stärkerer Vergrößerung; als optischer Schnitt an Stellen, die trotz der Körperwölbung etwas durchsichtiger sind (Schaufelnadeln Fig. 6 *ch* und Bündel von solchen in Auflösung Fig. 8 *ch*). Subdermale Hohlräume mit epithelialer Begrenzung. *si* siegelringförmige Zellen.

Fig. 7. Randpartie von demselben Exemplar wie Fig. 3, mit stärkerer Vergrößerung. Amöboider Theil nicht mehr so breit, das Schwammgewebe lässt Nadeln und Zellen (*mes*) an günstigen Stellen erkennen. Vergl. Fig. 14.

Fig. 9. Osculum und Zellen des Außenepithels nach dem Leben.
A. Einstellung auf das Lumen des Osculums, Zellen auf dem optischen Schnitt zusammenhängend.
B. Einstellung auf die obere Wand des geschlossenen Osculums. Zellen nicht zusammenhängend.

Fig. 10. Periphere Stelle, wimpernder Theil während der Metamorphose. Geißeln nur in Zwischenräumen, flache Zellen wie darüber geschoben erscheinend.

Fig. 11. Dieselbe Stelle $^3/_4$ Stunde später, ein Epithel aus Spindelzellen an der Oberfläche.

Digitized by Google

Fig. 12. Hinterer sog. nackter Pol der Larve bei stärkerer Vergrößerung, um zu zeigen, dass ein deutliches Zellenlager (*ep*) an ihm auch im Leben zu sehen ist. *a* und *ch* wie in Fig. 1.

Fig. 13. Isolirte Zellen der freischwärmenden Larve. *a* Zellen der Außenschicht. *int* intermediäre Elemente. m_1 Zellen der inneren Masse mit noch unverarbeitetem Material. m_2 differenzirte Zellen der inneren Masse. Vergr. 650.

Fig. 14. Randpartie des kurz angesetzten Schwammes, von demselben Exemplar wie in Fig. 2, bei stärkerer Vergrößerung. Sehr ausgedehnter amöboider Hof, oft weit vorspringende und unter einander durch Querbrücken zusammenhängende Stellen.

Tafel 28.

Fig. 15. Längsschnitt durch eine freischwärmende Larve. Gewebe nach Schnitten combinirt. Spicula nach einem Präparat gezeichnet. *a* Außenschicht mit vielen Kernen. m_1 nicht differenzirte, m_2 differenzirte Zellen der innern Schicht. *ch* Schaufelnadeln. *tox* Bogennadeln und zugehörige Zellen. *l* kleinere Lacunen. *h* größere Hohlräume der inneren Masse. *ep* epithelial angeordnete Zellen am Hinterende. *d* deplacirte Kerne am Vorderende. Vergr. 150.

Fig. 16. Drei auf einander folgende Schnitte durch das Hinterende der Larve. Vergr. 500.
A. die äußerste Decke und epithelial angeordnete Zellen.
B. die Spitzen der Stecknadeln erscheinend.
C. dritter Schnitt. Auch Chelae und seitliches Epithel auftretend.

Fig. 17. Hinterende der Larve. Vergr. 650. *ch* Bündel der Schaufel zum Theil getroffen. *sp* Bündel der langen Nadeln zum Theil getroffen, sonst Buchstaben wie in Fig. 15.

Fig. 18 u. 19. Schaufelspicula der erwachsenen *Esperia* und der Larve, um den Größenunterschied zu zeigen. Vergr. 350.
Fig. 18. die Formen der Erwachsenen nach Isolation.
Fig. 19. die der Larve im Schnitt (zeigt außerdem die Lage der Kerne am Bündel).

Fig. 20. Isolirtes Schaufelbündel der Larve, körperlich gezeichnet. Vergr. 650.

Fig. 21. Lage des Embryos (*e*) im mütterlichen Körper. *m* weiches Gewebe. *tr* von mesodermalen Zellen gebildete Träger. *sp* von Spongin umhüllte Züge von Stabnadeln. Vergr. 50.

Fig. 22. Aufsichtsbild einer Larve vom 2. Tag, halb als durchscheinend, halb körperlich gezeichnet. *am* amöboider Rand. *b* undurchsichtiges (kleinkerniges) Gewebe. *ep* epitheliale Außenschicht. Vertheilung der langen Spicula. Vergr. 50.

Fig. 23. Eckstück eines angesetzten Schwammes. Stadium etwa wie 26 u. 27, aber bei stärkerer Vergrößerung, um die Histologie zu zeigen. *ep* epitheliale Außenschicht. *g* Zellen, die sich zu Kammern ordnen. m_2 differenzirte und amöboide Parenchymzellen. m_3 Parenchymzellen mit neuen Einlagerungen. Vergr. 600.

Fig. 24. Schnittstück aus dem ausgebildeten jungen Schwamm (Stadium wie 28), um die Histologie, speciell die Spiculazüge zu zeigen. *ep* Epithel an

Digitized by Google

der Ansatzbasis. *gk* Geißelkammer. *sp* Zug von spongiösen Zellen, die die Spicula begleiten, sonst Buchst. wie Fig. 23. Vergr. 600.

Fig. 25—28. Schnitte durch vier verschiedene Stadien, von der gerade angesetzten Larve bis zum fertigen Schwamm aus verschiedenen Serien ausgewählt. In Fig. 25 u. 26 ist die Ansatzbasis mitgezeichnet. Vergr. 160.

Fig. 25. Kurze Zeit angesetzt, die kleinkernigen Zellen (*b*) der Larve eine Masse im Innern bildend. Zellen m_1 und m_2 wie in der freischwärmenden Larve. *ep* Epithelial-Anordnung der Zellen des vordem hintern, jetzt obern Pols, die sich auf die ganze Larve ausdehnt. *P* Pflanze als Ansatzbasis. *ch* Schaufelbündel, die den entgegengesetzten Pol markiren.

Fig. 26. Ein anderes Exemplar späterer Periode, einen Tag nach dem Ansetzen. Zeigt, dass nicht die ganze untere Fläche, sondern nur circumscripte Stellen davon (*f*) als Ansatzfüße benutzt sind. Gewebe in Umformung. Zellen m_1 und m_3 überall. Die kleinkernigen beginnen sich zu arrangiren.

Fig. 27. Zweiter Tag, Umformung weiter vorgeschritten. Manche der kleinen Zellen noch unregelmäßig (*b*), andere sehr deutliche Kammern bildend, andere begrenzen größere Hohlräume; eben so im oberen Theil des Schwämmchens, der keine Geißelkammern enthält, Lacunen auftretend. *o.* Oseulum in Bildung begriffen. m_3 Zellen überall reichlich. *sub* Subdermalräume. *gk* Geißelkammer.

Fig. 28. Junger Schwamm vom 4. Tag (vergl. Fig. 4), zeigt alle Eigenschaften des fertigen Schwammes, aber in einfacher Form, Choanosom und Ectosom. Spicula zu Zügen angeordnet. Kammern (*gk*) und Gänge (*gg*) haben sich in großer Anzahl aus den kleinkernigen Zellen gebildet. Subdermalräume sehr ausgedehnt. Sonst Buchstaben wie oben.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei

del

Dott. Fed. Raffaele.

Con le tavole 29 a 31.

Le osservazioni esposte in questo lavoro tendono a fare un po' di luce sopra un punto dell' embriologia dei Selacei finora alquanto trascurato: lo stadio iniziale, cioè, del sistema vascolare e le metamorfosi che in esso si compiono durante l'ontogenesi. La poca importanza morfologica attribuita da taluni autorevoli ricercatori ai vasi, e la supposta incostanza di essi hanno forse contribuito ad allontanare gli studiosi da un tale argomento. Negli ultimi anni però è cominciata una salutare reazione, e per opera specialmente del DOHRN il sistema circolatorio è ora creduto degno, come qualunque altro sistema organico, di essere seriamente considerato, e varie ricerche sono già state pubblicate sullo sviluppo dei vasi nei Selacei dal DOHRN stesso, dal MAYER, dal RÜCKERT, e, recentissimamente, dalla PLATT; le quali ricerche, per i molti fatti interessanti che ci hanno svelati, eccitano a nuovi studi che valgano a connetterle insieme e a colmare le lacune necessariamente rimaste, poichè esse versarono sopra stadii, o molto giovani (RÜCKERT, MAYER), o abbastanza evoluti (DOHRN).

Il materiale su cui ho lavorato mi è stato in massima parte fornito con grandissima cortesia dai professori DOHRN e MAYER che hanno messo a mia disposizione le loro ricche collezioni di sezioni. Tutte le osservazioni cui mi riferirò s'intendano fatte, quando non

Digitized by Google

è dichiarato altrimenti, su embrioni di Torpedine (*T. ocellata*). Per evitare lungaggini e soverchie digressioni nel testo, ho creduto bene estendere un poco più del consueto la spiegazione delle figure e annettervi una succinta descrizione degli stadii embrionali studiati, facendo così al tempo stesso la sintesi riassuntiva delle osservazioni.

Nomenclatura. Prima di entrare in materia è necessario che io spieghi brevemente la nomenclatura anatomica adottata, poichè oggi vi sono tanti modi di esprimersi per quante sono almeno le nazionalità e gl' indirizzi scientifici degli autori (basti citare per esempio i famosi vocaboli proximal e distal), ed io, pur non avendo autorità nè voglia di fondare una nomenclatura universale, desidero essere capito e non obbligare il lettore a soverchio lavoro d'interpretazione. — Dunque, considerando gli embrioni nella posizione naturale più comune dei pesci (asse del corpo orizzontale, ventre in giù), dirò avanti e indietro (anteriore e posteriore), sopra e sotto (o dorsale e ventrale), interno ed esterno (più o meno vicino all' asse del corpo). — Per quel che riguarda la nomenclatura dei vasi, darò, quando sarà utile, le indicazioni opportune per evitare confusione.

Prima comparsa dei vasi nell' embrione.

Dohrn (15. Studie a pag. 336) descrive un embrione di Torpedine, lungo 3 mm, corrispondente a un dipresso allo stadio *F* di Balfour, nel quale sono appena iniziate due dilatazioni dell'intestino anteriore, la corda è addossata all' entoderma, non vi è ancora traccia di cordone ipocordale nè di aorte. Tra l'entoderma e le lamine mesodermiche laterali si trovano le prime formazioni vascolari, le quali si lasciano seguire allo innanzi fin dove l'intestino si termina a fondo cieco contro il cervello anteriore, e all' indietro fino al cuore, che però non ancora è formato. Su per giù lo stesso dice Rückert (1) a pag. 389. Poco dopo comincia a formarsi il cuore. Io, confermando pienamente le osservazioni di Rückert e di Dohrn, insisto su questo fatto che, prima che vi sia alcun accenno del cuore, già si trova innanzi alla prima tasca branchiale, da ciascun lato, tra l'entoderma di essa e la splancnopleura, l'abbozzo di un vaso il quale soltanto dopo qualche tempo si mette in comunicazione da una parte col cuore, dall' altra con l'aorta; questo vaso, che sembra il primo ad apparire (almeno nella regione cefalica), è l'arteria mandibolare, di cui avremo molto ad occuparci in prosieguo. — Sebbene scopo delle mie ricerche non sia l'embriogenesi del cuore e dei primi vasi, pure non posso astenermi dall' esprimere alcune mie opinioni

Digitized by Google

al proposito, specialmente riguardo alla pubblicazione di RÜCKERT ora citata. Quivi è sostenuta l'origine dell' endotelio del cuore (e dei vasi) dall' entoderma e dal mesoderma (splancnopleura) insieme, è negata la origine pari del cuore sostenuta da varii autori, e più recentemente da P. MAYER (1), ed è stabilito che tutte le parti del sistema vascolare si formano in sito, da abbozzi solidi, escludendo la compartecipazione di cellule migranti. — Tralascio la storia dell' argomento, facilmente rintracciabile nei moderni manuali e sommariamente esposta dal RÜCKERT medesimo, e mi limito ad alcune osservazioni le quali mi sembrano utili, poichè, sebbene alle conchiusioni del RÜCKERT non si uniformino ciecamente i più recenti scrittori (RABL e O. HERTWIG), pure si vede chiaro che le sue osservazioni pesano, più di quello che secondo me dovrebbero, sullo spirito loro.

Che nella descrizione di RÜCKERT si senta, come dice RABL, »che ogni parola s'appoggia sopra una osservazione«, io non nego, ma nego recisamente che le osservazioni sieno giustamente interpretate.

Cominciamo dalla prima e certo più importante asserzione del RÜCKERT: la partecipazione dell' entoderma nella formazione dell'endocardio; in tutto il suo scritto, meno che nelle conchiusioni formulate e stampate con caratteri spaziati, l'autore pare che sia dominato dal preconcetto che l'entoderma »debba« entrare nella formazione dell'endotelio vascolare e che prima di convincere gli altri si sforzi di convincere sè stesso di questo fatto. Si vede chiaro che quel mesoblasto che s'inframmette sempre da per tutto, egli, osservatore oltre ogni modo coscienzioso, non può metterlo da parte, eppure ne è continuamente turbato nella sua convinzione. Ecco come egli si esprime a pag. 393: »es treten nun zwischen beiden Keimblättern [entoblasto e splancnopleura] die Zellen [cellule dei vasi] auf, die bald mehr von dem einen, bald mehr von dem andern herzukommen scheinen, wesshalb hier, eben so wie bei manchen andern Stellen des Kopfes . . . . die Entscheidung nicht immer möglich ist«; e a pag. 395: »Sicher aber ist, dass der Mesoblast bei Weitem mehr Gefäßzellen liefert, als die Darmwandung«: inoltre nel *Pristiurus* la parte presa dall' entoderma nella formazione degli endotelii vascolari sarebbe considerevole, scarsa nella Torpedine, dove l' A. ha però trovato »eine ganze Anzahl Bilder, welche in klarster Weise den Austritt von Zellen aus dem visceralen Mesoblast demonstrieren« (pag. 393). Nè a dir vero mi è riuscito di vedere in nessuna delle figure del RÜCKERT la prova dell' invocata partecipazione dell' entoblasto. Ma dove questa si mostra con la massima evidenza e in proporzioni maggiori, secondo

Digitized by Google

R., è nell' abbozzo solido del cuore: ». . . . schon nachdem die ersten vereinzelten Zellen zu den Seiten des noch nicht abgeschnürten Vorderdarmes erschienen sind, greift der Process in proximaler Richtung auf den Umfang der vom Dotter abgehobenen Kopfdarmhöhle weiter und erzeugt in deren ventraler Wandung einen medianen Längswulst, welcher bei *Torpedo* mehr diffus bleibt, bei *Pristiurus* aber auf dem Querschnitt (Fig. 5) die Gestalt eines ventral vorspringenden Zellenknopfes annimmt. Diese Anschwellung wird hervorgerufen durch einen Wucherungsprocess in dem entsprechenden Entoblastabschnitt. Darauf weisen die zahlreichen Mitosen . . . hin« etc. È questa cresta longitudinale, prodottasi nella parete ventrale dell'intestino per proliferazione delle sue cellule, la quale, distaccandosi poi dalla sua matrice formerebbe la massima parte (se non tutto) dell' endotelio cardiaco. Tutto questo passo (pag. 391—392), che sembra dimostrare fino all' evidenza l'origine entoblastica dell' endocardio, si fonda a mio credere sopra un errore. Io ho potuto riscontrare ciò che R. descrive, sopra sezioni di embrioni di *Pristiurus* e ho veduto cose identiche, sol che mi sono convinto che la cresta entoblastica ventrale non è punto una nuova formazione, ma rappresenta il residuo del tratto che univa l'intestino cefalico all' intestino vitellino. Avvenendo lo strozzamento accennato dal RÜCKERT e conducente alla formazione della cavità dell' intestino anteriore, questo rimane per qualche tempo ancora lungo la linea di separazione sporgente a mo' di cresta, dirimpetto alla quale ve n'è un' altra che si eleva dall' intestino rimasto sul vitello. Seguendo una serie di sezioni trasversali, dal punto dove ancora l'intestino è aperto sul vitello, fino innanzi a quello dov' esso è completamente chiuso e già ventralmente abbracciato dal foglietto viscerale del pericardio, si veggono tutti gli stadii dello strozzamento e si riconosce la vera natura della cresta entoblastica ventrale; la quale per struttura istologica è naturalmente identica alla cresta dell' intestino vitellino che le sta dirimpetto e con cui formava poc' anzi un sol tutto. Le peculiarità delle cellule e dei nuclei notate dal RÜCKERT sono molto probabilmente dovute a fenomeni di degenerazione; riguardo alle mitosi che si trovano nella parete ventrale dell' intestino cefalico, esse provano, ciò di cui certo nessuno ha mai dubitato, che ivi, come da per tutto nel corpo dell' embrione, accade un' attiva proliferazione cellulare. Quanto all' uscita di cellule dall' entoblasto, io non la ho mai veduta, e mi è parso sempre chiara la origine delle cellule vasoformatrici, circostanti alla parete intestinale, dalla splancnopleura.

Digitized by Google

Perciò io con il Rabl, e più energicamente di lui, nego che dalle osservazioni di Rückert risulti provato in alcun modo la partecipazione dell' entoblasto nella formazione degli endotelii vascolari[1]. Della seconda affermazione di Rückert, che l'abbozzo del cuore è impari, parlerò più innanzi, quando avrò occasione di toccare la questione della filogenesi del sistema vascolare; aggiungerò qui poche parole intorno alla sua terza e ultima conchiusione, secondo la quale il cuore e i vasi si formerebbero per differenziamento delle cellule endoteliali in sito e con abbozzi solidi, conchiusione alla quale nè anche posso sottoscrivere pienamente.

Io non nego vi siano molte parti del sistema vascolare che derivano da cellule le quali si differenziano in sito per formare la parete endoteliale, nè che taluni vasi o il cuore stesso possano al primo inizio mostrarsi come cordoni cellulari solidi que poi acquistano un lume, ma non credo che questo modo di formazione abbia valore di legge generale. Le osservazioni fatte dal Wenckebach e già tante volte citate, e che io ho potuto in varie occasioni ripetere con risultati del tutto concordanti su varie nova di Teleostei, dimostrano chiaramente la migrazione di cellule mesenchimatiche in siti molto lontani dal punto di origine; ed è con questo processo che si formano tutti i vasi del vitello, compreso il cuore, il quale in taluni pesci ossei (*Belone*) si forma innanzi alla testa dell' embrione e in parte sul vitello. Il Wenckebach ha inoltre descritto, e io spesso ho veduto, cellule amebiformi (mesenchimatiche) isolate o a gruppi trascinate nella corrente sierosa (prima della comparsa dei globuli

---

[1] Anche per altri Vertebrati è stata recentemente sostenuta l'origine degli endotelii vascolari o del cuore dall' entoderma; dal Götte per es. nei Ciclostomi, dallo Schwinck negli Anfibii; a me però non pare in nessun caso provata. Il Götte dice, è vero, che in nessun altro animale una tale origine del cuore è più evidente che nel *Petromyzon* (pag. 65), ma io, malgrado tutta la deferenza che credo dovuta all' insigne embriologo, non posso lasciarmi convincere dalla sua descrizione e molto meno dalle figure che mi sembrano troppo schematizzate e subbiettive.

Il Corning ha pure scritto sembrargli molto probabile nei Rettili l'origine del sangue e dei vasi dall' entoderma, ma avendo io avuto l'opportunità di parlare con lui, mentre il presente lavoro era in preparazione, egli mi ha detto che, dopo più attenta osservazione, si è convinto di avere sbagliato e non gli rimane alcun dubbio sull' origine mesoblastica del sangue e dei vasi nei Rettili.

Io non credo fare una falsa profezia, dicendo che gli altri sostenitori della origine entodermica degli endotelii e del sangue dovranno finire col ricredersi come ha fatto il Corning.

Digitized by Google

rossi), le quali poi, soffermandosi lungo le pareti di vasi, già in parte formati, servono a completarne e a continuarne la parete endoteliale[1]. Che anche nei Selacei e negli altri Vertebrati accadano fatti simili io non dubito, sol che difficilmente essi potranno essere verificati in modo inoppugnabile col metodo delle sezioni. D'altronde il RÜCKERT non mi sembra decisamente inclinato a generalizzare questo modo di formazione; egli, se ben lo intendo, pur ammettendolo come il più probabile nei Selacei, lo accetta, dirò così, con benefizio d'inventario (v. pag. 428). — Dove poi sono pienamente d'accordo con lui è nel respingere (almeno per quel che riguarda i Pesci) la proposizione di RABL che fino a prova contraria debba ritenersi che le cellule endoteliali provengono sempre da cellule endoteliali, proposizione ripetuta nella Teoria del Mesoderma (pag. 226); io credo che già sieno noti molti fatti che permettano dire definitivamente che le cellule endoteliali provengono dal mesenchima (mesoblasto). — La primitiva solidità dell' abbozzo dei vasi nè meno mi sembra una regola generale; in alcuni casi, anzi, si forma il lume dei vasi prima che intorno ad esso esista una parete completa, così accade ad es. per i vasi vitellini dei Teleostei[2]. Molti altri esempi potrei citare anche nei Selacei stessi (formazione delle vene sotto-intestinali e dei vasi del vitello), ma non voglio oltre dilungarmi in questa già troppo lunga digressione; mi basti richiamare l'attenzione sul fatto che i vasi dei Vertebrati non si formano tutti e sempre con abbozzi solidi e per differenziamento delle cellule endoteliali in sito.

Le arterie mandibolari e i primi vasi della testa.

Poco dopo la formazione delle vene sotto-intestinali, del cuore, delle aorte e di quei vasi trasversali che nel tronco e nella coda, abbracciando l'intestino, mettono in comunicazione i due tronchi ventrali con i due dorsali, o piuttosto nel tempo stesso che questi organi si vanno differenziando nel modo descritto dal MAYER e dal RÜCKERT, quell' abbozzo vascolare, che abbiamo veduto esistere prima ancora che vi fosse accenno del cuore innanzi al fondo cieco cefalico dell'intestino (v. pag. 442), si continua ventralmente e dorsalmente e finisce per unirsi al cuore da una parte, e dall' altra con l'aorta del suo

[1] Vedi il mio lavoro sulle uova galleggianti ecc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd 1888 (a pag. 29).

[2] ibid.

Digitized by Google

lato. Presto aumenta il lume dei vasi, e in embrioni con tre tasche branchiali, di cui la prima (futura fenditura spiracolare) prossima ad aprirsi all' esterno, si vede l'estremo anteriore del cuore biforcarsi allo innanzi del secondo diverticolo intestinale (tasca ioidea) nei due vasi suddetti, i quali decorrono da dietro in avanti, da sotto in sopra e leggermente dall' esterno all' interno, seguendo la parete anteriore del primo diverticolo viscerale, tra questa e il mesoderma (lamine viscerali), s'incurvano l'un contro l'altro e, innanzi al fondo cieco anteriore dell' intestino, si accostano, come per fondersi sulla linea mediana. Questa fusione accade in fatti ben presto, anzi è difficile sorprendere il momento in cui i due vasi si toccano, pur rimanendo indipendenti; però, anche quando la fusione è avvenuta in gran parte, rimangono ancora per poco gl' indizii della primitiva duplicità del seno impari così formato. Dopo che i due vasi hanno raggiunto il vertice del sacco intestinale, essi si volgono indietro, lungo la parete dorsale di esso, e si uniscono ai due lati della corda alle aorte. Queste, com' è oramai noto, sono dapprincipio pari in tutta la loro estensione; all' epoca di cui ora ci occupiamo, già nel tronco e nella coda esse si sono fuse in un vaso unico, ma rimangono pari nella regione branchiale.

I due vasi che partono dal cuore sono, come ho detto (pag. 442), le arterie mandibolari, descritte già da Rückert le cui osservazioni al riguardo posso pienamente confermare; Balfour le aveva già notate (Comp. Embr. II pag. 530), ma poi nessuno se n'era occupato di proposito. Dohrn ne studiò le ulteriori trasformazioni in stadii embrionali più avanzati, indicandole ora col nome di art. tireo-mandibolari (7. Studie) ora con quello di tireo-spiracolari (11. e 15. Studie), le vide originarsi dalle arterie ioidee (come vedremo che infatti accade più tardi), e ne suppose teoricamente, senza poterla provare, la primitiva origine dal tronco arterioso nei Selacei, tanto più ch' egli aveva scoperto un tale rapporto nei giovani embrioni di Teleostei (11. Studie); anzi, io credo che in seguito egli abbia avuto occasione di constatare il fatto anche nei Selacei, poichè in un suo studio posteriore (13), nel descrivere lo sviluppo dei vasi branchiali dell'*Ammocoetes*, parlando appunto delle art. mandibolari, così si esprime: »chi conosce lo sviluppo dei vasi branchiali e dell' aorta nei Selacei, non dubiterà di avere anche qui nell' *Ammocoetes* da fare con gli stessi vasi« (4 pag. 246).

Dopo il Rückert, e ignorando a quel che pare il suo scritto, la Platt descrisse negli embrioni di *Acanthias* le arterie mandi-

Digitized by Google

bolari come la prima coppia di arterie branchiali a svilupparsi e la loro origine dall' estremo anteriore del cuore. Ambedue questi autori notano la fusione delle due arterie, innanzi all' intestino cefalico, in un seno impari, il quale, nella Torpedine, acquista ben presto dopo la sua formazione dimensioni considerevolissime, tali da superare in ampiezza, come giustamente dice il RÜCKERT, tutti gli altri vasi del corpo compreso il seno venoso cardiaco; negli Squali il seno sembra svilupparsi meno (*Acanthias* Platt, *Pristiurus* Rückert). Al seno in parola RÜCKERT (1 pag. 423) dà il nome di »Kopfsinus«, seno cefalico, che è ragionevole conservargli.

Confermando per le mie proprie osservazioni i reperti dei due citati naturalisti, passo ora ad occuparmi appunto del seno cefalico e delle sue ulteriori trasformazioni[1] e comincio da uno stadio (embrione 1) che può ritenersi intermedio tra l'*I* e il *K* di BALFOUR.[2]

La bocca, com' è noto, è una fenditura longitudinale alquanto inclinata all' asse del corpo, in modo che il suo estremo posteriore è situato più ventralmente dell' anteriore. Posteriormente l'entoderma boccale si prolunga in un diverticolo solido, la futura tiroide, che si spinge nella biforcazione anteriore del tronco arterioso tra le basi delle due arterie mandibolari; anteriormente esso è a contatto di una massa mesodermica situata perpendicolarmente alla fenditura boccale e continuantesi ai lati con le pareti interne delle così dette cavità premandibolari di cui servirà poi a formare il tratto mediano.

Le arterie mandibolari, situate da ciascun lato della fenditura boccale, divergono sotto un angolo acutissimo alla loro origine dal tronco arterioso e si dirigono in avanti parallele tra loro, decorrendo negli archi mandibolari, tra la parete entodermica anteriore della prima fenditura viscerale (spiracolare) e la cavità cefalica (la quale per vero merita poco tal nome, essendone le pareti intimamente addossate l'una all' altra) mandibolare; convergono poi di nuovo alla base degli archi mandibolari, e, dorsalmente alla così detta tasca di RATHKE, insinuandosi tra l'entoderma boccale e il tratto mesodermico preorale, confluiscono nel gran seno cefalico. Questo manda allo innanzi da ciascun lato due brevi ed ampi diverticoli lungo le pareti delle cavità mandibolari, i quali devono considerarsi come la con-

[1] RÜCKERT in una nota a pag. 423 (l. c.) annunzia l'intenzione di occuparsi di ciò in un' altra occasione; ma finora, per quanto so, egli non ha pubblicato altro sull' argomento.

[2] Indicazioni più precise intorno agli embrioni cui si riferiscono le descrizioni si trovano unite alla spiegazione delle tavole.

Digitized by Google

tinuazione delle arterie mandibolari di cui il seno rappresenta un' ampia anastomosi; dunque, come si vede, la indipendenza di ciascuna art. mandibolare non è distrutta nè anche dalla formazione del seno, ma si conserva anteriormente a questo (v. tav. 29 fig. 1—5). Più dorsalmente, il seno si biforca indietro nelle due aorte che ora sono divenute più voluminose, ma, come è stato notato da Miss Platt, non ancora ricevono sangue da alcun altro arco vascolare.

Infatti delle arterie branchiali, dietro la mandibolare, non è ancora formata se non la sola ioidea (v. fig. 6 e 7), e pur essa per un breve tratto in mezzo al mesoderma dell' arco ioideo, dietro la cavità viscerale dell' arco, senza continuarsi ancora nè ventralmente col cuore, nè dorsalmente con l'aorta[1].

Le figure 11—16 rappresentano sezioni sagittali di un embrione un poco più sviluppato (embrione 2). Nel piano mediano (fig. 16) il seno è a contatto dorsalmente e anteriormente con la corda dorsale, adagiandosi nella concavità formata dall' estremo anteriore di essa che s'incurva verso il ventre; posteriormente con l'entoderma del fondo cieco anteriore della bocca. Lateralmente il seno, come prima, comunica indietro con le aorte dalla parte dorsale, con le arterie mandibolari dalla ventrale e all' innanzi coi due diverticoli già notati i quali accennano a strozzarsi alla loro origine come per separarsi dal seno, cosa che, come vedremo, realmente accade in seguito (fig. 14). I diverticoli, intanto, si sono prolungati allo innanzi, ciascuno in un vaso (V_2) che, girando intorno alla cavità premandibolare del proprio lato, passa avanti a questa, tra essa e la parete del cervello anteriore; volgendo in dietro, mentre diviene sempre più superficiale, passa ventralmente alla cavità premandibolare, tra essa e il peduncolo ottico, e giunge fin presso l'ectoderma (fig. 12 e 13); quivi esso si unisce con un' arteriola (V_1) che si

[1] Le figg. 6—9 rappresentano sezioni sagittali di un embrione dello stesso stadio di quello ora descritto e servono a far meglio intendere le sezioni orizzontali delle fig. 1—5. Nella fig. 10 è data con maggiore ingrandimento una parte della fig. 9, per mostrare che la cavità cefalica premandibolare comunica ventralmente e innanzi con un' altra cavità, angusta, è vero, ma nettamente delimitata, che forse è omologa a quella molto più sviluppata che si trova negli embrioni di *Acanthias* (v. Platt). Anche dietro alla cavità mandibolare esiste per poco tempo, in questo stadio, un' altra cavità (fig. 8), che corrisponde anche all' arco mandibolare. — Non insisto oltre su questi fatti; mi pare utile accennarli però incidentalmente, per richiamare su essi l'attenzione degli osservatori, poichè, specialmente dopo i lavori di Dohrn e di Killian, le cavità cefaliche hanno acquistato nuova importanza e meritano un serio esame.

Digitized by Google

stacca dell' arteria mandibolare un poco prima dello sbocco di questa nel seno cefalico.[1] Quest' arteriola è descritta da Miss PLATT come arteria ophthalmica magna (nome che, per vero, non è certo che le spetti) e ritenuta omologa ad un' arteria branchiale per la sua posizione dietro una cavità cefalica (la premandibolare).

Oltre al vaso ora descritto, da ciascun diverticolo anteriore del seno se ne staccano altri due. Il primo (V_3), come continuazione diretta del diverticolo, va da dietro innanzi fin sotto al punto di unione tra il cervello anteriore e il medio; quivi giunto, accenna a biforcarsi; uno dei rami, appena accennato, tende a dirigersi ventralmente lungo il cervello anteriore, l'altro (V_4), più sviluppato, volge dorsalmente, costeggiando il cervello medio. Il secondo (V_5) si stacca dalla parte dorsale del diverticolo e fa un arco a convessità posteriore, dirigendosi prima verso dietro, poi allo innanzi, come se volesse congiungersi col vaso 4.

Considerando, come già ho detto che mi pare ragionevole fare, i due diverticoli anteriori del seno come continuazione delle arterie mandibolari, possiamo, da quanto precede, conchiudere che da ciascuna di esse si originano 5 vasi, che sono, andando da sotto in sopra, quelli indicati con 1, 2, 3, 4, 5, dei quali i primi due si uniscono fra di loro, costituendo già un canale sanguifero determinato, gli altri ai loro estremi si confondono col mesoderma circostante.

Ben presto tutti questi vasi si sviluppano maggiormente e si effettuano le accennate connessioni nel modo seguente. L'arteriola 1 aumenta notevolmente di volume; staccandosi dall' arteria mandibolare, dove questa confluisce nel seno, essa procede da sopra in sotto lungo il margine posteriore della cavità premandibolare (porzione laterale), e innanzi a questa si unisce con un vaso (V_2) che viene dall' innanzi, non diversamente da quanto accadeva prima: ma dove i due vasi si uniscono, si forma ora un grosso seno triangolare che si prolunga per un tratto in sotto, in un diverticolo vascolare che continua la direzione iniziale dell' arteria 1, e si spinge dietro il peduncolo ottico (fig. 18). Il vaso anteriore che forma insieme con l'arteria 1 il seno triangolare, è un grosso vaso il quale sta tra la cavità premandibolare e il peduncolo ottico, e si spinge fin sotto al cervello anteriore e, quivi giunto, si divide in due tronchi, dei quali uno (V_3), volgendo quasi ad angolo retto in sopra e girando allo innanzi della cavità premandibolare, si continua col diverticolo anteriore del seno; l'altro decorre dritto allo innanzi, costeggiando il cervello anteriore e il medio, e, seguendo la curva del tubo nervoso, si continua poi da avanti indietro lungo il cervello posteriore in un ampio seno che giunge fino a livello della

Digitized by Google

capsula uditiva. In questo suo tragitto il vaso, che presso il peduncolo ottico è molto superficiale, diventa sempre più profondo e riceve per lo meno quattro altri vasi confluenti che partono direttamente o indirettamente dal diverticolo anteriore del seno, i quali sono quelli stessi descritti nell' embrione più giovine come vasi 2, 3, 4 e 5, o i loro prolungamenti, come è facile vedere paragonando le figure 12 e 13 con la fig. 18; anzi, è più esatto dire che il grande arco vascolare, il quale gira dietro il cervello, è il risultato della fusione di questi prolungamenti, ovvero rappresenta l'insieme di rami anastomotici che uniscono fra loro gli estremi periferici dei prolungamenti anteriori del seno cefalico.

I rapporti delle arterie mandibolari con le due aorte cefaliche non sono mutati, i vasi sono però più ampi, e quindi anche il seno cefalico è più sviluppato. La comunicazione di questo con i suoi diverticoli anteriori ha luogo ora soltanto ai due lati; nella parte mediana il seno ha una sezione quasi circolare e non si prolunga oltre l'estremo anteriore della corda dorsale che, incurvandosi in sotto, rasenta la parete anteriore di esso. In questo embrione si trova innanzi all' estremo della corda un piccolo vaso trasversale che mette in comunicazione i due diverticoli (*d*) laterali del seno: esiste così una disposizione simile a quella descritta da Miss PLATT nell' *Acanthias*, ma essa non mi pare assolutamente costante negli embrioni di Torpedine, giacchè talvolta questo tratto di unione tra i diverticoli si trova anch' esso d i e t r o l'estremo della corda.

La disposizione dei vasi nell' embrione che ha servito alla mia descrizione (embr. 3, fig. 18), non è perfettamente simile nei due lati, ma è fondamentalmente la stessa, e l'asimmetria è più, per così dire, quantitativa anzi che qualitativa: infatti, mentre a destra l'anastomosi del vaso 1 col primo tratto del vaso sotto-cerebrale assume proporzioni considerevoli, e invece il rimanente del vaso sotto-cerebrale e gli altri vasi che vi affluiscono sono molto ridotti, ed è difficile stabilirne con certezza i rapporti — a sinistra quell' anastomosi manca, o per lo meno è talmente ridotta e poco evidente, da non potersene affermare con sicurezza l'esistenza. Un' altra particolarità del l a t o s i n i s t r o è il gran seno sotto-midollare, continuazione posteriore del vaso sotto-cerebrale: esso si termina a fondo cieco, come ho detto, presso l'otocisti e contiene una gran massa di globuli rossi, i quali specialmente nell' estremo posteriore ristretto del seno sono stivati fra loro e si continuano in una specie di blastema da cui sembra si vadano formando (fig. 17 *V.c.s*). Una simile massa di globuli in formazione ho trovato anche in un altro embrione

Digitized by Google

presso a poco dello stesso stadio: la figura 19 (tav. 30) rappresenta una sezione orizzontale di questo embrione, dove ancora meglio si vede la posizione di tale massa (la quale però in questo caso si trova dal lato destro, mentre a sinistra vi è un piccolo vaso senza agglomerazione di globuli) tra la capsula uditiva e la massa ganglionare acustico-facciale, all' esterno, e il midollo allungato all' interno.

Queste differenze tra i due lati sono in parte forse dovute a uno sviluppo non perfettamente simultaneo, in parte anche ad usurpazioni collaterali, poichè i sistemi dei due lati sono in comunicazione tra loro per mezzo del tratto di unione tra i vasi *d*; inoltre in questi stadi giovanili i vasi hanno pareti poco definite, e il mesoderma in cui essi si vanno formando, è un tessuto poco compatto, sicchè basta una leggera variazione nell' afflusso del sangue per cambiare il volume di un vaso. Per queste ragioni è facile incontrarsi in differenze apparentemente molto notevoli nella distribuzione dei vasi, tanto tra i due lati di uno stesso embrione, quanto in due embrioni allo stesso punto di sviluppo. Coloro i quali negano ai vasi la proprietà di conservare i caratteri ancestrali e li ritengono elementi molto incostanti, troverebbero in questi fatti un grave argomento in loro favore e una buona ragione per trascurare lo studio dello sviluppo dei vasi. Ma è appunto uno studio superficiale che fa venire a siffatte conchiusioni; giacchè, se si estendono le ricerche su di un vasto materiale, e si seguono le trasformazioni dei vasi in un gran numero di stadi embrionali, si cambierà completamente di opinione e si vedrà che lo schema dello sviluppo del sistema vascolare nell'ontogenia di una specie è costante fin nei più piccoli particolari, e le asimmetrie e le variazioni individuali sono fatti puramente accidentali, facili a valutare, i quali, se possono fuorviare un osservatore frettoloso, riescono molto utili talvolta poichè, esagerando lo sviluppo di alcune parti, richiamano, l'attenzione su certi particolari che nelle condizioni normali passerebbero forse inosservati.

Prima di andare oltre nella descrizione delle fasi evolutive dei vasi della testa è bene soffermarci un poco a considerare i fatti fin qui messi in evidenza. Desidero anzi tutto richiamare l'attenzione sul modo come si formano le arterie branchiali. Abbiamo veduto che il primo accenno dell' art. mandibolare si mostra prima che sia formato il cuore, innanzi al fondo cieco intestinale cefalico; solo dopo qualche tempo questa prima coppia di arterie si mette in comunicazione ventralmente col cuore e dorsalmente con le aorte; così pure le arterie ioidee — le quali per altro si cominciano a sviluppare

Digitized by Google

quando già è formato il cuore, e già questo, per mezzo delle art. mandibolari, è in relazione con le aorte — si differenziano prima nel loro tratto intermedio, verso il mezzo circa della lunghezza del loro arco, e secondariamente si prolungano da una parte col cuore, dall'altra con le aorte; non altrimenti accade per le seguenti arterie branchiali, le quali, come è noto, si vanno sviluppando in ordine di tempo da avanti in dietro. Possiamo dunque formulare la legge che gli archi aortici primitivi non si originano nè dal cuore, nè dalle aorte, ma indipendentemente, nel mezzo del proprio arco viscerale, così che il primo tratto loro a differenziarsi come vaso è quello intermedio. — Questo fatto, che io credo essere primo a notare, mi sembra degno di seria considerazione, per le conseguenze che se ne possono trarre. E in primo luogo mi pare che esso valga a combattere l'opinione già riferita di Rabl che gli endotelii provengano sempre da endotelii, poichè il primo abbozzo delle arterie branchiali si forma in mezzo al mesenchima dell' arco viscerale, senza che vi sia traccia di continuità con gli endotelii preformati. Ma più importanti ancora sono le deduzioni che si possono fare in riguardo alla condizione primitiva del sistema vascolare e alla formazione del cuore, e qui è il luogo dove debbo completare la confutazione delle conchiusioni del Rückert, già in parte tentata al principio (v. p. 443—446). Il Rückert, pur confermando le osservazioni fatte da P. Mayer sullo sviluppo delle vene sotto-intestinali e delle aorte, non crede poter convenire con lui nel ritenere il cuore primitivamente pari. Il Rabl, è vero, non accetta, nè meno su questo punto, le conchiusioni di Rückert, ma rimane dubbioso; e, non so veramente con quale criterio, mentre ha tanta fiducia nelle osservazioni di Rückert, ne mostra pochissima in quelle di Mayer. Io già ho detto come mi associassi al Rabl nel giudicare oltremodo coscienziose le ricerche di Rückert, ma non posso astenermi dal rivendicare al Mayer il dritto alla medesima lode, tanto più che io vidi, per così dire, nascere il lavoro, e sono stato ora condotto, da ricerche fatte sotto un altro punto di vista, a riconoscere la esattezza delle sue osservazioni e a ritenere in massima parte giuste le conchiusioni che egli ne trae. Non avrei rotto questa lancia in pro' del Mayer, se non avessi veduto il suo lavoro soverchiamente trascurato rispetto ad altri in alcuni libri di testo (per es. l'embriologia di O. Hertwig).

Tornando alle arterie branchiali, io credo che il modo come si originano si spiegherebbe supponendo che esse primitivamente si univano con un tronco longitudinale che decorreva da ciascun lato

Digitized by Google

(più o meno ventralmente) dell' intestino, come continuazione delle vene sotto-intestinali: esse rappresenterebbero nella testa, come credo sia opinione anche di Mayer, quel che i vasi trasversali (Quergefäße del Mayer) nel tronco e nella coda. È stato solo posteriormente che i due tronchi longitudinali si sono andati sempre più ravvicinando l'uno all' altro, fino a fondersi in un vaso unico al modo stesso come è accaduto per le aorte. — Ma, si obbietta, finora, malgrado le più scrupulose ricerche, non si è potuto, neanche dai più strenui sostenitori della primitiva duplicità del cuore, qual' è il Mayer, ad esempio, dimostrare con certezza che esso si origina sempre ontogeneticamente con un abbozzo pari, e dove la duplicità si è trovata, essa è forse dovuta a un fenomeno secondario (chiusura ritardata dell' esofago, Balfour, aumento del vitello nutritivo, Rabl) il quale ha reso fisicamente impossibile una formazione unica. Quello che dice il Mayer a questo proposito mi sembra degno di considerazione: se il cuore (così egli si esprime a pag. 366) era originariamente impari, e, nel corso della filogenesi, il vitello si fosse accresciuto tanto da ritardare la chiusura dell' esofago, anche la formazione del cuore sarebbe stata in ritardo e si sarebbe compiuta soltanto quando la gola era già chiusa. E perchè, se le ragioni addotte fossero giuste, soggiunge egli, troveremmo le due vene ancora pari nella coda? — È inoltre assolutamente necessario trovare ontogeneticamente due cuori e vederli fondersi in uno, per dedurne la primitiva duplicità dell' organo, e non è logico far questa deduzione da un fatto già noto, cioè la duplicità delle vene intestinali di cui il cuore è continuazione? Poichè, insomma, un poco indietro al cuore e immediatemente innanzi ad esso, nessuno nega la duplicità dei vasi.

Ma perchè, se questa duplicità di origine esiste, si nasconde essa appunto nella regione del cuore, mentre altrove si palesa nella ontogenesi?

La risposta a questa obiezione non mi pare difficile. Lo sviluppo precoce, nell' ontogenesi dei Selacei, delle tasche branchiali e la successiva formazione delle fenditure viscerali, hanno turbato profondamente la primitiva disposizione dei vasi della testa. I tronchi longitudinali che continuavano innanzi le vene sotto-intestinali, non avrebbero evidentemente potuto funzionare dopo l'apertura delle fenditure branchiali; essi si sono perciò a poco a poco (forse in seguito al dilatarsi dell' intestino anteriore) spostati ventralmente fino ad unirsi per formare l'attuale cuore — o deve ammettersi questo, oppure si dovrà supporre che il cuore attuale sia una formazione secon-

Digitized by Google

daria che secondariamente si è messa in rapporto con i vasi preesistenti, sostituendosi ad una porzione dei primitivi tronchi longitudinali. Comunque sia però, dal vedersi originare le arterie branchiali ai lati dell'intestino, indipendentemente dal cuore e dall' aorta, si è quasi forzati ad ammettere che anche lungo tutta l'attuale regione branchiale, o cardiaca che dir si voglia, esistevano altravolta due vasi longitudinali (vene sottointestinali) da cui quelle arterie si staccavano.

Modificazioni della circolazione nella testa e formazione del vaso cerebro-spinale.

Col crescere dell' embrione aumenta man mano la curvatura della testa; l'angolo che il cervello anteriore fa con gli archi mandibolari, diventa sempre più acuto, e la insenatura anteriore in cui si prolunga la cavità boccale tra le basi di questi archi, si comincia ad allargare, iniziando i diverticoli laterali dell' ipofisi, mentre innanzi ad essa il tratto mediano delle cavità premandibolari si accresce acquistando un lume centrale; d'altra parte la corda dorsale si sviluppa maggiormente. È forse in conseguenza di queste modificazioni che le comunicazioni tra il seno vascolare cefalico e i suoi prolungamenti anteriori divengono più difficili. Già abbiamo veduto come i due diverticoli in cui si continuava il seno, sono divenuti più stretti allo loro base e sono rimasti in relazione soltanto con una piccola porzione laterale di esso. Ora (embrione 4) la separazione dei diverticoli dal seno s'è ancora estesa, e, come si vede nella fig. 25 della tav. 30, il tratto di unione è angustissimo. Innanzi al seno il diverticolo (vaso *d*) di un lato comunica sempre con quello del lato opposto per mezzo dell' anastomosi trasversale notata a pag. 451 (v. fig. 22 *S.ip*). Si sono inoltre a poco a poco modificati anche i rapporti del seno con le arterie mandibolari da una parte, e con le aorte cefaliche dall'altra. Allargandosi la bocca in senso trasversale, i due archi mandibolari s' incurvano sempre più, così che, mentre dapprincipio erano paralleli, ora formano insieme un' ellissi, che limita l'apertura boccale; per conseguenza le arterie mandibolari tendono a confluire nel seno non più solo da dietro in avanti e da sotto in sopra, ma anche dall' esterno all' interno; mentre al tempo stesso lo svilupparsi dell'ipofisi tende a interrompere la loro comunicazione col seno.

D'altra parte le due aorte cefaliche si allontanano l'una dall' altra tra i loro due punti di confluenza (e cresce l'angolo sotto cui s'incontrano tanto posteriormente nell' aorta discendente unica, quanto

Digitized by Google

anteriormente nel seno) e sboccano esse pure nel seno più dall'esterno all' interno.

Le conseguenze di questi mutamenti negli angoli di incidenza dei principali tronchi vascolari tra loro sono notevolissime. Chi ha seguito la descrizione dello stadio precedente, con la scorta della figura 18 (tav. 29), facilmente ricaverà quale era il cammino del sangue: esso per le due grandi vie delle arterie mandibolari era spinto dal cuore verso il seno; quivi una parte, forse la maggiore, passava direttamente nelle aorte cefaliche, dove si univa al sangue portatovi dalle altre arterie branchiali; l'altra andava nei vasi 1 e nei diverticoli anteriori del seno e quindi nei vasi 2, 3, 4 e 5 che con quelli comunicano, seguendo un cammino che, sebbene impossibile a determinarsi con certezza senza l'osservazione diretta sul vivo, deve ritenersi, dal modo come quei vasi si uniscono tra loro, riconducesse il sangue nel seno e quindi anche nelle aorte cefaliche. Altra via non è possibile immaginare. Per i cambiati rapporti dei vasi deve accadere questo, che minor copia di sangue passa dalle arterie mandibolari nel seno (e per la compressione esercitata dalla ipofisi, e per la cambiata direzione delle arterie stesse), e minor copia ancora passa dal seno nelle aorte, e ciò in parte per il mutato angolo d'incidenza delle aorte col seno, in parte perchè il sangue viene più energicamente richiamato in altra direzione per quanto ora dirò.

Abbiamo lasciato nell' embrione della fig. 18 il vaso cerebro-spinale (*V.cs*) terminantesi a fondo cieco a livello della capsula uditiva; ora esso si è continuato in dietro fin sotto le radici del nervo ipoglosso, e qui si volge in giù e si versa nel seno cardiaco per mezzo di un tratto trasversale (tav. 31 fig. 48). Stabilitasi così una comunicazione dei vasi anteriori, provenienti dalle arterie mandibolari, con l'estremo venoso del cuore, per mezzo del vaso cerebro-spinale, il sangue è richiamato in questo canale dalla vis a tergo, che viene a riattivare la circolazione cefalica. È perciò che il sangue dal seno, anzi che nelle aorte, o per lo meno in quantità maggiore che in esse, si precipita per i diverticoli e i vari vasi anteriori nel grande seno cerebro-spinale.

Dei vasi anteriori 1—5 mi resta a dire qualche cosa. Il vaso 1, costretto tra il diverticolo laterale dell' ipofisi e la porzione laterale della cavità premandibolare, diventa angustissimo e sembra scomparire completamente. Se finisca per atrofizzarsi, non ho potuto appurare con certezza, ma, se pur rimane, esso è talmente ridotto che a fatica vi si può cacciare qualche globulo sanguigno. Il vaso 2

Digitized by Google

invece assume proporzioni colossali, esso si continua sopra e dietro al peduncolo ottico e, girando intorno ad esso, ritorna in sè stesso allo innanzi; i vasi 4 e 5 si sono fusi in un gran seno, il vaso 3 o è scomparso o si è fuso col 2; il seno formato dai vasi 4 e 5 e il vaso 2 (o 2 + 3) comunicano per mezzo del noto vaso sotto-cerebrale. Questi vasi rappresentati nella fig. 20 (tav. 30) si lasciano senza difficoltà riconoscere per gli stessi che abbiamo trovati in uno stadio più giovine, più o meno fusi tra loro e aumentati di volume. Se costantemente accada una trasformazione simile, se, cioè, si formino sempre questi grandi seni, e la fusione dei vasi si faccia nello stesso grado e allo stesso modo, non saprei affermare; è ben possibile che vi siano delle piccole variazioni individuali, le quali per altro non hanno grande importanza, nè possono alterare lo schema fondamentale.

Questo punto della evoluzione del sistema vascolare è molto interessante; esso segna la prima tappa verso la circolazione definitiva; ora infatti, per la prima volta, tutto il sangue che esce dal cono arterioso per mezzo dell' arteria mandibolare non va nelle aorte cefaliche, ma una parte di esso torna al cuore per mezzo del gran vaso cerebro-spinale.

Siccome in questo periodo dello sviluppo i cambiamenti nei vasi della testa si succedono rapidamente, è utile paragonare tra loro due embrioni che poco differiscono. Fo seguire per ciò la descrizione fatta sopra sezioni orizzontali di un embrione poco più sviluppato del precedente. Qui troviamo che il seno cefalico si è allungato nel senso dorso-ventrale, e, mentre conserva ancora una sezione presso che circolare sulla sua parte centrale, ai suoi due estremi, dorsale e ventrale, si è schiacciato da avanti indietro, aumentando il suo diametro trasversale, e acquista così sulle sezioni orizzontali, tanto tra l'origine delle due aorte, quanto tra lo sbocco delle art. mandibolari, l'aspetto di un' anastomosi trasversale tra il vaso di un lato e quello dell' altro (tav. 30 fig. 27). Si sono intanto interrotte le comunicazioni tra il seno e i suoi diverticoli anteriori; lo sviluppo della ipofisi e della porzione mediana comune delle cavità premandibolari non sembra estranea a questa interruzione. Questi due organi, infatti, aumentando di volume, comprimono il seno da sotto in sopra verso la sua parte anteriore, rendendo sempre più difficile il passaggio del sangue, fino a farlo cessare completamente e a provocare quindi l'obliterazione dei vasi anteriori. Seguendo sopra sezioni orizzontali, dal dorso verso il ventre, il percorso del seno mediano (fig. 26—31 tav. 30), si vede come esso, giunto dietro al

Digitized by Google

diverticolo mediano dell' ipofisi, il quale si spinge da sotto in sopra e da dietro in avanti, si divide in due, e ciascuna delle due metà si unisce con l'arteria mandibolare del suo lato, e ventralmente poi si continua in un vaso che può interpretrarsi come continuazione e del seno e delle arterie mandibolari; e si dirige un poco allo esterno, dietro al diverticolo laterale dell' ipofisi, nell' angolo formato posteriormente da questo diverticolo e dalla parete della cavità premandibolare del proprio lato, diminuendo rapidamente di volume. — Questo vaso (fig. 29—31 V_1) ha la medesima posizione e lo stesso decorso di quello descritto in uno stadio più giovine come vaso 1, e molto probabilmente è proprio lo stesso. Abbiamo veduto come il vaso 1, dapprincipio abbastanza sviluppato, si vada poi atrofizzando tanto da far supporre la sua completa scomparsa, quando il sangue portato dalla arteria mandibolare, trovando nuovi e più facili sbocchi attraverso il seno mediano nei vasi anteriori, abbandona i vasi 1 o vi passa soltanto in piccolissima quantità. Interrotte ora le comunicazioni anteriori del seno, è verosimile supporre che una parte del sangue delle art. mandibolari si faccia di nuovo strada nelle art. 1, e queste, riallargandosi, ritornino alla prima dignità, per poi, come or ora diremo, divenire due arterie considerevoli. — Innanzi a ciascuno dei vasi ora descritti se ne trova un altro (fig. 29—31 *v.oft*) che chiamerò fin da ora vena oftalmica, il quale si lascia seguire dorsalmente fin dove il seno cefalico si bipartisce; e quivi sbocca in un sistema di lacune comunicanti con quelle del lato opposto, situate immediatamente innanzi al seno, le quali sono i diverticoli del seno ora separatisi da esso. — I due vasi (V_1 e la vena oft.) vanno da sopra in sotto, ciascuno lungo la parete della cavità premandibolare del suo lato, e dorsalmente al diverticolo laterale dell' ipofisi. Queste due coppie di vasi si continuano ventralmente oltre l'ipofisi, da ciascun lato lungo la parete della vescicola mediana del cervello anteriore, tra questo e la cavità premandibolare, che s'incurva ventralmente seguendo la curva della testa; le arterie 1 sono sempre posteriori e un poco esterne alle vene, ma molto vicine a queste, e in taluni punti l'arteria viene con la vena a così intimo contatto da far credere, che esse sieno la stessa cosa. A misura che i vasi vanno in giù, l'arteria 1 diviene man mano esterna alla vena, costeggia la cavità premandibolare, e impicciolendosi sempre più, si esaurisce nel mesoderma circostante; la vena si continua ancora per un tratto e, a livello dell' estremo anteriore della cavità premandibolare, si esaurisce anch' essa presso una sottile lacuna vascolare che è diretta da avanti

Digitized by Google

indietro lungo la parete cerebrale e si continua fino al peduncolo ottico.

I vasi situati anteriormente al seno mediano, col quale prima comunicavano, costituiscono ora un sistema di lacune poc' anzi accennate, alquanto irregolari, in molte delle quali non si trova mai traccia di sangue. Non è facile stabilire i rapporti reciproci di esse. Due di queste lacune più grandi e costanti si lasciano seguire a cominciare dal punto dove sboccano le arterie mandibolari nel seno, da ciascun lato, innanzi al seno, fino all' origine delle aorte (fig. 26 *d*); esse sono i due diverticoli anteriori del seno descritti a pag 448; nella loro porzione ventrale quello d'un lato comunica, come faceva prima, con quello dell' altro, per mezzo del ramo anastomotico trasversale il quale passa dorsalmente al diverticolo mediano dell' ipofisi e dietro al punto più dorsale del tratto comune delle cavità premandibolari. È dove le due lacune si uniscono al ramo anastomotico, che in esse vengono a versarsi da ciascun lato le due vene oftalmiche testè descritte.

I vasi che, partendo dai diverticoli anteriori del seno, andavano a fornire il vaso cerebro-spinale, sono ora in parte scomparsi; se ne trovano ancora però qua e là dei residui (fig. 29 *vas.*); il seno cerebro-spinale stesso è per conseguenza in atrofia più o meno completa; la sua porzione anteriore, ovvero cerebrale, sembra anche scomparire del tutto, la posteriore, lungo il midollo allungato, è ancora facilmente riconoscibile, e tuttora in comunicazione con le lacune anteriori al seno, per mezzo di un vaso che è forse quello stesso indicato prima col numero 5.

Come si vede dalla descrizione che precede, a questo stadio le lacune anteriori al seno, separatesi da questo, non hanno più comunicazioni di sorta col resto del sistema vascolare e sembrano quindi avviarsi alla completa atrofia. Ma questo stato di cose è soltanto transitorio, se pur realmente esiste mai, giacchè forse delle piccole comunicazioni continuano ad esservi, sebbene sfuggano all'osservazione. Ben presto, per modificazioni che accadono nel sistema degli archi branchiali, nuove comunicazioni sorgeranno, e mentre taluni dei vasi primitivi finiranno per scomparire, i più centrali fra essi, le due lacune, primitivi diverticoli (*d*) del seno cefalico, diveranno parte del sistema venoso definitivo.

È intorno all' epoca cui si riferiscono le due precedenti descrizioni che comincia la formazione delle vene branchiali nel modo descritto da Dohrn nello studio 4 (**1**). Il tratto dorsale dell' arco aortico

Digitized by Google

primitivo, ovvero arteria branchiale, compreso tra la prima (ossia più dorsale) ansa vascolare che essa manda nel sacchetto entodermico costituente il primo abbozzo di un foglietto branchiale, e l'aorta, non è più in diretta comunicazione col vaso che viene dal cuore, ma col vaso efferente dell' ansa vascolare, perciò quind' innanzi merita il nome di vena branchiale; esso viene prolungato a poco a poco ventralmente, rimanendo sempre posteriore all' arteria, col raccogliere i rami efferenti delle nuove anse vascolari che si vanno formando dall' arteria, e costituisce la vena branchiale posteriore. Questa è la prima a formarsi, come si vede (e come aveva già dimostrato Dohrn) negli archi branchiali; l'anteriore, che poi finisce per diventare la più considerevole, si forma parecchio tempo dopo, e non è dunque come sostiene Parker (1), se ben l'intendo, la primitiva.

La prima vena a differenziarsi è quella dell' arco ioideo (nel quale, come è noto, essa rimane unica anche allo stato adulto, non formandovisi la vena anteriore). Poco dopo la separazione del tratto dorsale dell' arteria ioidea dal ventrale, come prima porzione della vena, a un dipresso nel punto dove accade tale separazione, si forma dalla vena ioidea un vaso (fig. 46 *com. ioid.*) che, staccandosi quasi ad angolo retto da essa, si dirige in avanti, attraversa tutto lo spessore dell'arco, e, girando intorno all' angolo ventrale della fenditura spiracolare, finisce per entrare nell' arco mandibolare e per confluire con l'arteria di esso. — Questo vaso, descritto da Dohrn e paragonato giustamente a una delle commessure che nei veri archi branchiali mettono in comunicazione la vena posteriore con l'anteriore, viene a rinsanguare la porzione anteriore della arteria mandibolare[1]. Questa quind' innanzi è composta di due tratti, uno ventrale, dal tronco arterioso fino al punto dove in essa confluisce la commessura ioidea, nel quale scorre sangue venoso, e uno più dorsale, dal punto di quell' unione fino al suo sbocco nel seno cefalico, nel quale al sangue proveniente dal cuore si aggiunge il sangue proveniente dai foglietti branchiali, per mezzo della vena ioidea e della sua commessura, sangue, cioè, che ha già respirato (fig. 46 *v.sp.*). È questo tratto anteriore cui Dohrn dà il nome di vena spiracolare[2], mentre il

[1] Quanto segue si riferisce a uno stadio embrionale più avanzato.

[2] Veramente, secondo Dohrn, l'art. tir.-spir. insieme alla commessura ioidea forma l'art. spir.; la vena spir. rappresenta il vaso efferente. Però, siccome le anse vascolari che costituiscono la branchia spiracolare e si sviluppano molto dopo lo stadio di cui mi occupo, non alterano la primitiva unità del vaso, come risulta dalle ricerche del Virchow, così può dirsi indifferentemente arteria o vena spiracolare quello che di fatti è lo stesso ed unico vaso.

Digitized by Google

tratto posteriore egli chiama arteria tireo-spiracolare o tireo-mandibolare. — Di questa arteria tireo-spiracolare Dohrn ha supposto, come ho già detto (pag. 447), l'origine dal cono arterioso, non ha potuto però constatarla, poichè egli l'ha studiata sopra stadii embrionali più evoluti, nei quali essa si origina dall' arteria ioidea. Infatti, col prosieguo dello sviluppo, diminuisce il calibro dell' arteria mandibolare, aumenta invece molto quello della ioidea, e la prima si allontana sempre più alla sua origine dall' omonima del lato opposto (al che contribuisce fors' anche lo svilupparsi della tiroide), così che l'estremo anteriore del cono arterioso retrocede e non più si biforca, dietro la tiroide, nelle due a. mandibolari, ma nelle a. ioidee, di cui ora le a. mandibolari sono divenute una ramificazione. Così esse rimangono, a quanto pare per le ricerche di Dohrn, nei Selacei squaliformi e anche in alcuni dei Batoidei, mentre nelle Torpedini esse a poco a poco si atrofizzano e scompariscono affatto. Si confrontino fra loro le fig. 1 (tav. 29), 38 e 32 (tav. 30) che rappresentano l'origine dell' a. mandibolare in tre diversi stadi.

Origine del sistema arterioso definitivo.

Nello stadio di cui ora mi occupo, le arterie mandibolari già sono notevolmente ridotte nella loro porzione ventrale fino al punto dove ricevono la commessura ioidea; la dorsale, ossia la vena spiracolare, è invece un vaso considerevole.

Il seno cefalico si è sempre più ridotto e non differisce in ampiezza dai grossi tronchi vascolari; ora esso ha cambiato notevolmente forma e posizione; ha, cioè, retroceduto alquanto ed ha preso la forma di un cono tronco, schiacciato da avanti indietro (a sezione cioè ellittica) che nella sua parte ventrale, larga, si continua da ciascuna parte con le vene spiracolari (tav. 30 fig. 39), nella ristretta, dorsale, con le due aorte. — Queste ora divergono fortemente all'indietro; il tratto di esse tra lo sbocco delle vene ioidee e lo sbocco delle prime vene branchiali si è ridotto notevolmente nel suo calibro (tav. 31 fig. 42); il sangue che è portato dalla vena ioidea passa in parte in questo tratto aortico più angusto, ma la maggior copia, non potendo avervi adito, cambia direzione e cammina da dietro in avanti nel tratto aortico anteriore il quale conserva il calibro primitivo, anzi lo accresce. Conseguentemente anche nel seno cefalico cambia il cammino del sangue e, anzi che da sotto in sopra come prima, esso è ora da sopra in sotto, cioè, verso le vene spiracolari. Queste già non hanno più la direzione che avevano prima come

Digitized by Google

art. mandibolari, ma tendono ad assumere sempre più quella della commessura ioidea, che aumenta di volume, direttamente da dietro in avanti: la corrente sanguigna che esse trasportano, incontrandosi con quella che viene dal seno da sopra in sotto, dà luogo a una corrente risultante che va da sopra in sotto e da dietro in avanti. Questa corrente trova il suo canale nell' arteria primitiva indicata come V_1, ovvero (giacchè è difficile acquistare la certezza su tal punto) in un vaso di nuova formazione che occupa lo stesso posto e in cui il sangue ha la stessa direzione[1], e passa così, ventralmente alla cavità premandibolare, nel vaso cerebro-spinale.

Ora è tempo, per non generar confusione, di cambiare la nomenclatura dei vasi in armonia coi nuovi rapporti acquistati e con la direzione del sangue. Per chi è al giorno dell' angiologia dei Selacci, e particolarmente degli studii del Dohrn sui vasi della testa, non sarà difficile ritrovare nel tratto angusto delle aorte cefaliche tra lo sbocco della vena ioidea e quello della prima vena branchiale (fig. 42 e 46 *r.ao*), la 1ª radice aortica di Hyrtl — nel tratto dorsale (oltre l'arco ioideo) della vena ioidea insieme col tratto anteriore dell' aorta (fig. 46 *car.p*), la carotide comune Hyrtl (ex parte) o car. posteriore di J. Müller e Dohrn — nel seno cefalico stesso (fig. 42 *s.c*), il tratto comune o chiasma delle carotidi — e nei suoi due prolungamenti laterali ventrali le carotidi interne (Müller e Dohrn) nelle quali si versa la vena spiracolare (Dohrn, vaso anastomotico della 1ª vena branchiale, Hyrtl). Il vaso cerebro-spinale rappresenta dunque anteriormente l'arteria profonda cerebrale, e la sua continuazione posteriore la futura art. medullaris impari. Però questo vaso, che anteriormente ha connessioni arteriose, posteriormente ancora, come nello stadio precedente, si versa nella porzione venosa del cuore e dovrebbe perciò considerarsi come vena; nè è a dimenticarsi che, se la maggior parte del sangue che vi transita è arterioso (proveniente dalla vena ioidea per le due vie della carotide posteriore e della spiracolare), vi è pure una piccola porzione di sangue venoso che viene direttamente dal cuore per mezzo dell' arteria tireo-spiracolare o mandibolare.

Le ulteriori trasformazioni, già note per le osservazioni di Dohrn, consistono nella completa atrofia dell' arteria mandibolare (v. pag. 461)

[1] Questo vaso è evidentemente la carotis interna di Dohrn, dunque, anche se esso è lo stesso della primitiva arteriola V_1, è stato a torto chiamato da Miss Platt in uno stadio più giovane arteria ophthalmica magna.

Digitized by Google

e del tratto delle aorte primitive tra la vena ioidea e quella dell'arco branchiale posteriore (si confrontino le fig. 42 e 43 della tav. 31), onde tutto il sangue della vena ioidea va alla testa per mezzo della carotide. — Non insisto maggiormente su questi fatti e sul modo di comportarsi dei vasi branchiali e delle arterie che vanno alla testa negli embrioni più sviluppati e negli adulti, nè sulle differenze che si osservano nelle varie specie di Selacei, poichè di ciò si sono occupati vari autori, e passo ora a descrivere il modo come si forma il sistema venoso[1].

Origine del sistema venoso nella testa.

Abbiamo veduto come, prima della comparsa delle appendici branchiali e del consecutivo sdoppiamento dei vasi branchiali in tronco afferente e tronco efferente, tutto il sangue che dal cuore va alla testa ritorna nelle aorte cefaliche. Il primo vaso che riconduce il sangue dalla testa direttamente al cuore è quello che ho chiamato vaso cerebro-spinale, e che ho detto originarsi dalle anastomosi sotto-cerebrali dei vasi primitivi (V_1—V_5), che partono dal seno cefalico, prolungarsi a poco a poco fin dietro alla regione branchiale, poi volgere obliquamente in sotto e, incrociando esternamente l'aorta cefalica del proprio lato, unirsi ventralmente ad essa in un seno trasversale che comunica col seno venoso cardiaco (tav. 31 fig. 46). Questo seno trasversale è il futuro ductus Cuvieri il quale a quell' epoca raccoglie il sangue oltre che dalla porzione posteriore del vaso cerebro-spinale, da un altro vaso, situato immediatamente sotto l'aorta, decorrente longitudinalmente da dietro in avanti (fig. 48), del quale tra poco dirò il modo di formazione, e che è la porzione anteriore della vena cardinale posteriore e servirà forse anche in parte alla formazione del ductus Cuvieri. Su questo punto e sullo sviluppo ontogenetico di tutta la regione del cuore sono però necessarie altre osservazioni.

Poco dopo avvenuto lo sbocco del vaso cerebro-spinale nel cuore, comincia la formazione della vena principale definitiva che sarà destinata a transitare il sangue che ritorna dalla testa, cioè la giugulare o cardinale anteriore. Miss Platt, per la prima volta, ha notato come una porzione anteriore del seno cefalico si separi dal resto, e, con i vasi che ne partono, passi a far parte del sistema venoso; ma i vasi che ella nella fig. 9 tav. IV indica come inizio

[1] Per maggiori particolari sul sistema arterioso della testa nei Selacei, oltre ai lavori di Müller e Hyrtl, si veggano Parker (1), Dohrn (5) e H. Virchow (1, 2).

Digitized by Google

delle vene cardinali anteriori, sono, io credo, i vasi cerebro-spinali; la formazione delle cardinali anteriori o giugulari accade più tardi, nel modo che ora dirò. Negli embrioni di Torpedine io ho potuto, come s' è visto, confermare in massima l'osservazione di Miss PLATT e ho detto che dal seno cefalico si separano i due diverticoli anteriori con i vasi che ne partono. Il tronco anastomotico trasversale[1] che esiste, come ho detto, fin da principio tra i due diverticoli, costituisce con essi quel seno venoso che abbiamo veduto trovarsi innanzi al chiasma delle carotidi e che può chiamarsi seno venoso ipofisario (fig. 49 *S.ip*). Nel periodo che segue alla separazione del seno cefalico dai suoi diverticoli, mentre si stabiliscono le vie definitive del sangue arterioso, quei vasi anteriori che prima comunicavano ampiamente col seno, ricevono poco o nulla sangue e sembrano accennare ad atrofizzarsi, e taluni molto probabilmente finiscono realmente per scomparire. Ma il sangue che ora per la via delle carotidi affluisce all' occhio, per mezzo della arteria ophthalmica magna la quale si va formando, e al cervello, per ramificazioni dell' arteria profonda cerebrale, dilaga intorno a questi organi in numerosi seni che in questo periodo si trovano sempre stivati di corpuscoli rossi, e dai quali a poco a poco si vanno formando le arterie e le vene definitive e i capillari tra esse interposti. Così la corrente sanguigna portata dai due tronchi principali, che sono la carotide posteriore e la vena spiracolare, per vie che divengono d'ora in ora più intricate e lunghe, ritorna dagli organi che ha nutriti, e finisce per raccogliersi, in parte usufruendo dei vasi primitivi (che portavano sangue alla testa dal cuore per mezzo delle arterie mandibolari), in parte forse attraversando canali di nuova e più recente formazione[2], da ciascun lato in due tronchi. Uno viene dalla regione orbitale, decorre più o meno parallelamente alla carotida interna, internamente ad essa, e merita il nome di vena oftalmica; una porzione di esso già era formata in uno stadio precedente ed è stata descritta a pag. 458 (v. fig. 46 e 49). L'altro (fig. 45 e 49 *v.cer*) viene dallo innanzi, raccogliendo il sangue del cervello anteriore e medio. Questi due vasi si riuniscono dorsalmente e lateralmente alla porzione mediana delle cavità premandibolari nel seno ipofisario accresciutosi ora notevolmente. Questo

[1] Esso è senza dubbio l'anastomosi tra i due seni venosi orbitali ovvero seno interorbitale di cui parla il PARKER (2), mentre le porzioni laterali del seno ipofisario, primitivi diverticoli del seno cefalico, sono i seni orbitali.

[2] Non è sempre possibile decidere con sicurezza quali sono i vasi già esistenti e quali i nuovi.

Digitized by Google

seno venoso per qualche tempo ancora comunica, per mezzo del vaso primitivo 5, col vaso cerebro-spinale, e per mezzo di questo forse manda il suo sangue al cuore; ma poi, atrofizzandosi il vaso 5 (i cui residui ancora si veggono nella fig. 45), si estende a poco a poco da ciascun lato da avanti indietro, unendosi mano mano a lacune che vanno formandosi accanto e dietro ad esso e portano sangue dagli archi branchiali e dalle altre regioni della testa. Si formano così due canali longitudinali, in sulle prime lacunosi e irregolari, poi sempre meglio individualizzantisi come vasi, i quali decorrono allo esterno delle aorte cefaliche, ora più, ora meno accostandosene, e finiscono per sboccare ciascuno nell' ultimo tratto del vaso cerebro-spinale del proprio lato. Così, per un certo tempo, il sangue ritorna dalla testa al cuore mediante due grossi tronchi pari che confluiscono prima di giungervi: uno dorsale che è il vaso cerebro-spinale, l'altro ventrale che è la giugulare o cardinale anteriore (fig. 47). Ma col progredire dello sviluppo, la comunicazione tra i due vasi si oblitera (fig. 50), e, mentre quello più ventrale e di più recente formazione, insieme al tratto posteriore dell' altro, costituisce la giugulare definitiva, il vaso cerebro-spinale, divenendo assolutamente arterioso, si continua direttamente all' indietro sotto il midollo spinale e più tardi diventa forse in parte, unendosi a quello dell' altro lato, l'arteria spinale impari dell' adulto.

Per intendere come sia raggiunta la topografia dei vasi della testa dell' adulto bisogna tener presenti i cambiamenti che accadono nella forma della testa e le metamorfosi che subiscono i suoi varii organi. I cambiamenti che avvengono nella posizione reciproca dei vasi e nella loro direzione sono considerevoli, e difficilmente, se non si seguissero nella loro evoluzione, si potrebbero nell' adulto rintracciare i vasi che si trovano nell' embrione. Sebbene le mie osservazioni si arrestino a uno stadio relativamente giovine, già, confrontando tra loro le figure dei varii stadi descritti, si può avere una idea del modo come si muta la topografia. Così ad esempio, vediamo le carotidi assumere une direzione sempre più spiccatamente orizzontale (da dietro in avanti), lo sbocco della v. spiracolare in esse accadere sempre più vicino all' occhio, a quest' organo pure accostarsi il seno venoso che raccoglie il sangue dalla vena oftalmica e dalla cerebrale (seno orbitale di PARKER), ecc. ecc.

Digitized by Google

Formazione delle vene segmentali e delle cardinali posteriori.

Le vene segmentali (intercostali, intervertebrali degli autori) precedono di parecchio nella loro comparsa le arterie omonime, e ciò a prima giunta desta meraviglia, perchè non si capisce dove piglino il sangue che scorre in esse. Ma lo studio del loro sviluppo spiega l'enigma. Quando il vaso cerebro-spinale, che già tante volte ha richiamato la nostra attenzione, si mette in rapporto col cuore per mezzo dell' abbozzo del ductus Cuvieri, non tutto il sangue segue quella via che gli viene aperta, ma una porzione continua oltre indietro nella direzione primitiva del vaso; così da ciascun lato del midollo spinale cominciano a formarsi due rivoli di sangue che a poco a poco si spingono sempre più indietro, e da cui, in corrispondenza dei punti dove le radici nervose superiori si staccano dalla cresta neurale, partono piccole correnti sanguigne che accompagnano i nervi; in modo che innanzi a ciascuna radice nervosa si forma una piccola corrente sanguigna. A misura che il vaso cerebro-spinale va perdendo la sua comunicazione col cuore, in seguito alla formazione della vena giugulare, il sangue che viene dallo innanzi scorre in maggior copia in queste vie che lo continuano posteriormente, e al tempo stesso si apre un altro cammino, parallelo e ventrale al primo, per cui si va spingendo sotto i gangli spinali; e nel suo corso s' incontra naturalmente con i piccoli torrentelli che scorrono lungo le radici superiori, e in parte mischiandosi ad essi scorre da sopra in sotto, in parte continua da avanti in dietro. In altri termini, innanzi a ciascun nervo spinale si forma un vaso trasversale in cui il sangue scorre da sopra in sotto, e questi vasi comunicano tra loro per mezzo d i due tronchi longitudinali, uno dei quali scorre a livello delle radici di senso, l'altro più inferiormente (fig. 47 *an.s* e *an.i*). Mentre i tronchi longitudinali si fanno strado all' indietro, i vasi trasversali si cercano una via in giù e, costeggiando i nervi, i primi di essi finiscono per raggiungere la vena giugulare e l'abbozzo del ductus Cuvieri; quelli situati più indietro, giunti sull' abbozzo del rene, si uniscono, dando origine al piccolo tronco longitudinale di cui ho parlato a pag. 463 (fig. 46, 47 e 50); il qual tronco a poco a poco aumenta di volume e viene prolungato posteriormente dai vasi segmentali che uno dopo l'altro vengono a metter capo nell' abozzo del mesonephros e ivi confondono le loro correnti in una sola longitudinale. Così gradatamente si forma in tutto il tronco, procedendo dall' avanti all' indietro, un sistema di vene segmen-

Digitized by Google

tali e un tronco longitudinale che le raccoglie, il quale è la vena cardinale posteriore.

Meglio che dalla descrizione si intenderà il processo dalle figure.

I vasi segmentali nel tronco e nella coda.

Tutti gli autori, antichi e recenti, si accordano su per giù nelle loro descrizioni a considerare questi vasi come tipicamente metamerici, se non che non sempre nell' adulto questa disposizione si conserva. Il modo loro di comportarsi nei vari stadi embrionali è stato finora poco studiato; e, oltre alle osservazioni di K. E. von Baer e di C. Vogt, le quali versano esclusivamente sui pesci ossei, non si trovano, per quel che so, nella letteratura altre notizie se non quelle dateci dal Mayer e dal Dohrn. — Dohrn (5 pag. 381) si occupa soltanto delle arterie che egli chiama Vertebralarterien e che egli ha studiato su embrioni di *Scyllium* (*canicula* e *catulus*), di *Pristiurus* e di *Mustelus vulgaris*. Egli dice che esse si sviluppano in un' epoca alquanto posteriore a quella della formazione dei vasi branchiali, delle carotidi e dell' aorta, e ne descrive la disposizione metamerica, soggiungendo che questa è evidentissima nel tronco tra le due estremità, meno chiara più allo innanzi, dove è alquanto irregolare. In generale tutta la sua descrizione mi sembra conforme ai fatti.

Prima che vi sia ancor traccia di arterie segmentali, sono già formate in tutto il tronco, nel modo poc' anzi detto, le vene segmentali, e quando cominciano ad apparire le arterie queste si formano immediatamente innanzi e in dentro di ciascuna vena; negli embrioni di Torpedine, l'arteria è situata rispetto alla vena molto più profondamente (tav. 31 fig. 52), mentre in quelli di *Mustelus* i due vasi sono vicinissimi tra loro e spesso si toccano.

Nei *Mustelus* anzi, la esile arteriola che si va formando è così intimamente addossata alla parete della vena (la quale è un vaso di considerevoli dimensioni) che talvolta nello studiare le sezioni nasce il dubbio che essa si formi in parte a spese della vena, e si sarebbe per fino tentati di credere che il lume dell' arteria si segreghi a poco a poco da quello della vena; ma la stranezza di un tal fatto e la grande difficoltà che presenta l'osservazione, consigliano un completo riserbo. Comunque sia, le arterie vanno aumentando di volume, pur rimanendo sempre molto più piccole delle vene, e, per un certo tempo, in tutto il tronco a ciascun segmento e per con-

Digitized by Google

seguenza a ciascun ganglio spinale, corrispondono un' arteria e una vena (fig. 53). Il differenziamento tanto delle vene quanto delle arterie procede, come per le ultime osservò Dohrn, dall' innanzi all'indietro, sicchè accade di trovare nei segmenti anteriori del tronco già i due vasi, mentre nei posteriori vi è la sola vena.

Verso la coda, l'arteria di ciascun segmento si differenzia sempre più lontano (più innanzi) dalla vena, e nella coda questa distanza è cresciuta tanto che, mentre la vena, come nel tronco, si trova a egual distanza tra due gangli nervosi, l'arteria è immediatamente dietro al ganglio anteriore, così che tra i due vasi intercede uno spazio presso a poco eguale a un mezzo segmento, e così ciascun segmento codale non ha, come quelli del tronco, due vasi, ma un solo che è alternativamente un' arteria o una vena (fig. 55). Questo fatto è stato già notato nell' adulto dal Mayer (2 pag. 329); il quale giustamente ne trae la conchiusione che le vertebre codali sono da considerarsi come metà di quelle del tronco. L'embriologia viene fortemente in appoggio a questo modo di vedere, poichè dimostra come dapprincipio la regione codale è divisa dalle vene in segmenti eguali a quelli del tronco ed egualmente composti; e secondariamente, per la comparsa delle arterie, ciascun segmento vien suddiviso in due. È importante notare, che la comparsa delle arterie precede nella coda la formazione dei corpi vertebrali, e, come spero poter dimostrare in un prossimo studio sullo sviluppo della colonna vertebrale, che tanto le arterie come le vene sembrano avere una non lieve influenza sulla formazione dei segmenti vertebrali, dei quali in certo modo circoscrivono e determinano il territorio.

Secondo Mayer (ibid.) nell' adulto a ogni vertebra del tronco corrisponde un' arteria e una vena segmentale, — allerdings nur schematisch — soggiunge egli molto opportunamente; giacchè infatti, secondo le descrizoni dei varii autori le cose stanno in modo alquanto diverso e si può, senza scendere a particolari, ritenere che la disposizione metamerica delle vene e delle arterie del tronco è nell'adulto tutt' altro che regolare. — Anzi, durante lo sviluppo embrionale medesimo, la disposizione dei vasi segmentali innanzi descritta si modifica, e allo stadio in cui ciascun segmento del tronco possiede un' arteria e una vena, ne succede un altro in cui per l'atrofia or di uno, or dell' altro vaso, si trovano alternativamente, come nella coda, un' arteria e una vena (fig. 54).

Ai lati della colonna vertebrale, che va formandosi, si trova un tronco (fig. 54) che unisce le vene segmentali; il quale si suddivide

Digitized by Google

spesso in plessi più o meno complicati e forse dà infine origine ai capillari di quella regione. È per mezzo di questo vaso (o dei plessi che se ne originano) che si stabiliscono durante lo sviluppo ulteriore delle vie collaterali le quali, trasportando il sangue da una vena all' altra, mantengono ininterrotta la circolazione quando una vena si va atrofizzando come ho detto che accade.

Considerazioni sulle condizioni primordiali del sistema vascolare.

Dohrn, parlando della circolazione del sangue nella testa, dopo varie considerazioni sulle aorte e sulle carotidi, si dimanda se negli antenati dei pesci abbia sempre esistito una separazione tra sistema carotideo e sistema aortico, e continua con le seguenti considerazioni, che traduco quasi letteralmente (v. 15. Studie pag. 374). Se noi troviamo effettuato il cambiamento di direzione della corrente sanguigna nel tratto dell' aorta primitiva che corrisponde all' arco glossofaringeo, se ci è lecito inoltre conchiudere dall' esistenza di ciò che Hyrtl chiama primo arco aortico degli Squali, che altravolta — se non pure oggigiorno, il che forse sarebbe dimostrabile — una porzione del sangue proveniente dalla carotide posteriore, cioè dalla vena ioidea, si versava nell' aorta — che cosa ci vieta di ammettere, che anche la vena spiracolare dava altravolta il suo sangue nell' aorta, per mezzo di quel tratto del tronco vascolare primitivo cui oggi diamo il nome di carotide posteriore? — E, per spiegare, come in tal caso la testa sarebba stata fornita di sangue, Dohrn spinge oltre la sua ipotesi e suppone che il vaso spiracolare neppure sia stato il primo arco vascolare, ma che negli antenati dei pesci vi siano stati innanzi ad esso ancora altri archi arteriosi, i quali portavano sangue dal cono arterioso ai grossi tronchi vascolari che percorrono tutto il corpo, dalla testa alla coda, sotto i nomi di carotide interna, carotide posteriore e aorta.

Questa ipotesi, che non fa meraviglia a chi conesce le idee di Dohrn sulle condizioni primitive della testa, e che naturalmente si connette intimamente all' altra, secondo la quale nella bocca attuale dei Vertebrati ed innanzi ad essa sarebbero da riconoscersi i resti di archi e di fenditure branchiali ora spariti, trova, se non sbaglio, nei fatti ora riferiti, un' ampia conferma; e se Dohrn non l'ha potuta giustificare del tutto con l'aiuto dell' ontogenia, ciò è dipeso dall' aver egli studiato stadi embrionali troppo avanzati.

Il Parker e l'Ayers, i quali pure ammettono che originariamente esistevano altri archi aortici anteriori agli attuali, hanno tratto le loro

Digitized by Google

conchiusioni dallo studio di forme adulte e da considerazioni poggiate quasi esclusivamente sull' anatomia comparata, e questo metodo, che io reputo erroneo, li ha naturalmente condotti a risultati falsi; i loro schemi degli archi aortici primitivi sono ingegnosi ma artificiali. Senza scendere qui a una critica particolareggiata di questi lavori, che contengono per altro osservazioni molto interessanti, io credo sufficiente dimostrare l'errore del metodo.

Per conoscere le probabili condizioni primitive della testa dei Vertebrati bisogna studiarla nei primi stadi del suo sviluppo, e certo, quanto meno vi si trovano trasformati e complicati i vari sistemi organici, tanto più chiaramente possiamo giudicare degli elementi primi che la componevano. La verità di quest' asserzione è dimostrata luminosamente dai recenti studi embriologici che hanno mano mano atterrato gli edifizi a gran fatica innalzati dall' anatomia comparata »pura«, e sempre altri ne vanno diroccando, e non basta: studiando attentamente i primi stadi embrionali, s'è visto che molte conchiusioni basate sulla osservazione di stadi più avanzati dovevano o abbandonarsi o modificarsi.

Il problema stesso, oggidì in così gran voga, della metameria della testa è un buonissimo esempio di quanto ora ho detto; dalle tre vertebre okeniane agli odierni 15 e 20 segmenti di Dohrn e di Killian, molti schemi sono stato fatti e demoliti, e ora, che si sono andati a cercare i segmenti della testa nell' epoca stessa in cui si formano gli altri segmenti del corpo, ora soltanto si è trovato, io credo, il metodo buono, che ha già dato, con molto minor fatica, risultati molto più attendibili.

Per la ricerca degli archi aortici preorali deve necessariamente seguirsi lo stesso metodo. Parker e Ayers costruiscono invece gli archi a un dipresso come Owen faceva le sue vertebre cefaliche, senza curarsi della origine e del significato degli elementi che li compongono: così vengono messi insieme dei vasi che si formano in epoche molto diverse e soltanto tardi per nuovi scopi si uniscono, e sono dichiarati per un dato arco aortico. Non è realmente possibile nell' adulto e nè anche nell' embrione, se questo è già troppo sviluppato, rintracciare le condizione primitive del sistema vascolare.

Un' arco aortico nella sua più semplice espressione è un vaso unico che dal cuore va nell' aorta, e soltanto come tale merita veramente il suo nome. Oramai è noto che questa è la condizione primitiva dei vasi branchiali; Dohrn ha già da tempo dimostrato

Digitized by Google

che il primo e unico vaso che si trova in un arco branchiale è l'arteria la quale dal prolungamento anteriore del cono arterioso va ad unirsi dorsalmente all' aorta: a quell' epoca non vi è ancora traccia di appendici branchiali; e quando queste cominciano a svilupparsi, allora soltanto comincia pure a formarsi una vena branchiale, la quale secondariamente si unisce all' aorta, usurpando il posto fino ad allora occupato dall' estremo dorsale dell' arteria.

In uno stadio ancora più giovine, come ho detto sopra, l'arco aortico mandibolare è il solo formato; le altre arterie si formano successivamente, con l'ordine cronologico stesso secondo cui si differenziano gli archi branchiali, da avanti indietro. Ora, se archi aortici vi sono mai stati innanzi all' arteria mandibolare, è logico supporre che essi nella loro formazione seguivano la stessa legge degli altri, cioè che essi erano costituiti dapprima da una sola arteria branchiale. Quanto all' epoca della loro comparsa vi sono da fare tre ipotesi: o essi, come gli archi posteriori, si differenziano da avanti in dietro, e sono allora in ordine di tempo anteriori all' arteria mandibolare; o appariscono contemporaneamente a questa; o, finalmente, l'arteria mandibolare è il primo arco ad apparire, e poi si vanno differenziando tanto quelli situati avanti quanto quelli dietro di essa; ad ogni modo gli archi anteriori si dovevano formare a una epoca non molto lontana dalla comparsa dell' arteria mandibolare.

Il seno cefalico e i suoi diverticoli anteriori sono infatti contemporanei nella loro comparsa all' arteria mandibolare, e di poco precedono la formazione delle arterie branchiali posteriori. È a quest' epoca, nell' arteria mandibolare, nel seno e nei vasi che con essi si connettono, che bisogna ricercare le tracce degli archi aortici ora scomparsi, o rinunziarvi addirittura.

Nel prosieguo dello sviluppo non si può più parlare di archi aortici primitivi, e l'arteria mandibolare medesima e i vasi situati innanzi ad essa, subiscono metamorfosi tali da non essere più riconoscibili per chi non li ha seguiti fin dalla loro origine. Tutte le connessioni successive che essi contraggono sono, come abbiamo veduto, di carattere decisamente secondario, e corrispondenti allo sviluppo ulteriore degli altri organi della testa i quali si allontanano sempre più dalle condizioni originarie.

Io credo inoltre che questi archi aortici primitivi sono i soli che si trovano nell' ontogenesi di tutti i Vertebrati, e che è poco probabile che esistano, nei sistemi vascolari delle diverse classi, dei tronchi omologhi tra loro oltre quelli che formavano parte di

Digitized by Google

quel sistema primitivo. — Con ciò viene a toccarsi una questione anche più complessa, quella, cioè, del valore fisiologico delle fenditure branchiali. Poichè quel sistema di archi aortici primitivi si trova nei Pesci soltanto prima della comparsa dei foglietti branchiali, cioè prima che le branchie acquistino la loro funzione respiratoria, si potrebbe dimandare, che cosa dunque sono le fenditure branchiali, e che cosa i vasi branchiali primitivi dal punto di vista fisiologico?

Se la nostra attuale ignoranza non ci permette di rispondere in modo soddisfacente a un simile quesito, non perciò dobbiamo vedere necessariamente in una fenditura branchiale il precursore di una branchia come quelle che funzionano nei Pesci e negli Anfibi. Il fatto che nei Pesci le fenditure branchiali si formano molto prima della comparsa delle appendici vascolari degli archi, e lo sviluppo completo di una vera branchia avviene relativamente molto tardi nell' ontogenesi (come esempio calzantissimo potrebbe, più di tutte, servire la branchia spiracolare) mi pare renda probabile che sia esistito nella filogenesi dei Pesci (e di tutti i Vertebrati) un animale provvisto di fenditure viscerali semplici, le quali nulla vieta ritenere che potessero anche servire alla respirazione; esse anzi esistevano forse lungo tutto l'intestino, val quanto dire in tutta la lunghezza del corpo, dal capo alla coda, e a ciascuna di esse corrispondeva una coppia di vasi trasversali (quelli descritti da Mayer e Rückert nel tronco e nella coda, e nella testa le attuali arterie branchiali e i vasi preorali) che univa i due tronchi longitudinali ventrali a quelli dorsali. A poco a poco la regione respiratoria dell' intestino si è andata (per ragioni in massima parte ignote) circoscrivendo, e ne è venuto come conseguenza l'aumento di funzionalità di ciascuna branchia. La branchia propriamente detta, con vasi afferenti, reticolo capillare, e vasi efferenti si è formata nei Pesci, perciò io credo che le vene branchiali e i vasi che ne derivano sono organi secondari di cui si possono trovare complete omologie soltanto tra i Pesci e forse tra gli Anfibi, e non credo punto necessario, anzi credo illogico, ammettere la presenza di una branchia funzionante (con appendici ecc.) altravolta dove oggi troviamo tracce di una fenditura viscerale scomparsa.

Io sono dunque perfettamente d'accordo con Miss Platt nel considerare i vasi che partono dalle arterie mandibolari quali archi aortici primitivi preorali, e aggiungo alcune considerazioni sul modo come, in questo ordine di idee, si può interpetrare il seno cefalico. Questo per la sua posizione e pel modo come si forma, mentre rap-

Digitized by Google

presenta nelle sua porzione ventrale la continuazione delle arterie mandibolari, nella dorsale è continuazione delle aorte cefaliche; esso è costituito, secondo me, dalla fusione di elementi vascolari ventrali e dorsali, ossia di vari archi aortici primitivi, i quali erano in tutto simili a quelli che ora troviamo dietro la bocca, ma poi. per la scomparsa del tratto intestinale preorale, per lo sviluppo del cervello (e la consegnente curvatura che subisce la porzione anteriore della testa), per la formazione dell' attuale bocca e forse ancora per altre cause, si sono fusi tra loro tanto nel senso antero-posteriore quanto in quello dorso-ventrale, dando origine all' ampio seno che si trova nell' ontogenesi dei Selacci. Ma anche allo innanzi del seno esistevano altri archi dei quali si trovano residui evidenti in quei vasi che dapprincipio partendo dal seno nel seno ritornano.

Una numerazione e più precisa identificazione di questi archi aortici preorali è ardua impresa, poichè all' epoca in cui essi si mostrano, tutta l'anatomia della testa dimostra che già grandi metamorfosi sono accadute. Ma del resto non mi pare che il perno della questione sia nel numero e nella disposizione degli archi anteriori, al modo stesso come non reputo di primissima importanza pel problema della metameria della testa, lo stabilire con certezza il numero dei segmenti che la componevano; di alcuni archi aortici, come di alcuni segmenti mesodermici, ha potuto anche, nel corso della filogenesi, sparire ogni traccia d'individualità, ma ciò non rende meno probabile che la testa fino al suo estremo anteriore era composta di segmenti come il tronco, nè che fino a quell' estremo si continuavano i vasi longitudinali ventrali (vene sotto-intestinali), i dorsali (aorte) e gli archi aortici primitivi che li congiungevano.

Letteratura.

Ayers, H., The morphology of the Carotids, based on a Study of the blood-vessels of *Chlamydoselachus anguineus*, Garman. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 17 1891 pag. 191.

Balfour, F., Elasmobranch Fishes, e: Comparative Embryology Vol. 2.

Corning, H. K., Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. in: Arch. Mikr. Anat. 36. Bd. 1890 pag. 516.

Dohrn, A., **1.** Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 4. Die Entwickelung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884 pag. 102.

—— **2.** 7. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. ibid. 6. Bd. 1885 p. 1.

—— **3.** 11. Spritzlochkieme der Selachier etc. ibid. 7. Bd. 1887 p. 128.

Digitized by Google

Dohrn, A., **4.** 13. Über Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*. ibid. 8. Bd. 1888 pag. 233.

—— **5.** 15. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. ibid. 9. Bd. 1890 pag. 330.

Götte, A., Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*). 1890.

Hoffmann, C. K., Über die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Hai-Embryonen (*Acanthias vulgaris*). in: Anat. Anzeiger 7. Jahrg. 1892 pag. 270. [Ho avuto troppo tardi occasione di leggere questa nota, per poterne tener conto nel testo.]

Mayer, P., **1.** Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. 1887 pag. 338.

—— **2.** Über Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. ibid. – 8. Bd. 1888 pag. 307.

Parker, T. Jeffery, **1.** On the blood-vessels of *Mustelus antarcticus*, a contribution to the morphology of the vascular system in the Vertebrata. in: Phil. Trans. Vol. 177 1887 pag. 685.

—— **2.** Note to a Paper on the Blood-vessels of *Mustelus antarcticus*. in: Proc. R. Soc. London Vol. 42 1887 pag. 437.

Platt, Julia B., A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on a Study of *Acanthias vulgaris*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 1891 pag. 79.

Rabl, C., Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889 pag. 113.

Rückert, J., **1.** Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. in: Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888 p. 385.

—— **2.** Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1888 pag. 205.

Schwink, J., Über die Entwicklung des Herzendothels der Amphibien. in: Anat. Anzeiger 5. Jahrg. 1890 pag. 207.

Virchow, H., **1.** Die Augengefäße der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefäßen. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abth. Jahrg. 1890 pag. 169.

—— **2.** Die Spritzlochkieme der Selachier. ibid. p. 177.

Wenckebach, K. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. in: Arch. Mikr. Anat. 28. Bd. 1886 pag. 225.

Spiegazione delle tavole 29 a 31.

a.ioid. arteria ioidea
am. arteria mandibolare
an.i tronco anastomotico inferiore
an.s tronco anastomotico superiore
ao. aorte cefaliche
ao.a aorta addominale
a.s. arterie segmentali
Aud. otocisti
B. bocca
B_1—B_5. archi branchiali
Br. cavità dell' intestino branchiale
C. cuore e tronco arterioso
C.A, *C.M*, *C.P.* cervello anteriore, medio, posteriore
car.i. carotide interna
car.p. carotide posteriore

Digitized by Google

cav.ioid. cavità cefalica ioidea
cav. 1ª e *2ª* cavità cefalica premandibolare e mandibolare
Ch. corda dorsale
Com. commessura o cresta nervosa
com.ioid. commessura vascolare ioidea
cost. abbozzo delle costole
c.v. abbozzo della colonna vertebrale
d. diverticoli vascolari del seno cefalico
g.c. ganglio ciliare
g.s. gangli spinali
inf. infundibulo
ip. ipofisi
M.S. midollo spinale
oc. occhio e peduncolo ottico
r.ao. 1ª radice aortica di HYRTL
r.m. radice nervosa di moto
r.s. radice nervosa di senso
S.C. seno vascolare cefalico
S.Cuv. seno di CUVIER
S.ip. seno venoso ipofisario
SP. fenditura spiracolare
Tir. tiroide
vas. vasi
v.c. vena cardinale posteriore e codale
v.cer. vena cerebrale
v.c.s. vaso cerebro-spinale
v.g. vena giugulare
v.gl. vena glossofaringea
v.ioid. vena ioidea
v.oft. vena oftalmica
v.s. vene segmentali
v.sp. vena spiracolare
V_1—V_5 vasi primitivi della testa
• Sbocco della giugulare nel vaso cerebro-spinale.

I numeri romani indicano i nervi o i gangli cefalici corrispondenti.

Tav. 29.

Fig. 1—18 (*Torpedo ocellata*).

Fig. 1—5. Sezioni orizzontali di un embrione lungo mm. 5,5, tra *I* e *K* di BALFOUR (Embrione 1[1]). La 1ª e la 2ª fenditura viscerale (spiracolare e ioidea) sono aperte, la 3ª e la 4ª prossime ad aprirsi, la 5ª accennata come diverticolo entodermico che non ancora ha raggiunto l'ectoderma. La capsula uditiva è una semplice insenatura aperta in tutta la sua estensione. Degli archi aortici è formato soltanto il mandibolare. (Le figure si seguono dal ventre al dorso.) Ingr. 57
Fig. 1. Biforcazione del tronco arterioso, dietro l'abbozzo della tiroide, nelle arterie mandibolari.
Fig. 2. Fenditura boccale fiancheggiata dalle arterie mandibolari.
Fig. 3. Porzione dorsale delle art. mandib. dietro alla massa mesodermica preorale.
Fig. 4. Fusione delle art. mandibolari.
Fig. 5. Seno cefalico e suoi diverticoli vascolari anteriori.
Fig. 6—9. Sezioni sagittali di un embrione coetaneo o di poco più giovine del precedente. (Le figure si seguono dall' esterno all' interno.) Ingr. 57.
Fig. 6. Prima porzione dell' arteria ioidea che si forma nel mesoderma dell'arco.
Fig. 7. Dietro la cavità mandibolare ne esiste un' altra la cui comunicazione con la prima si vede nella figura precedente.
Fig. 8. Anche la cavità premandibolare è doppia.
Fig. 9. Seno cefalico che comunica indietro con l'aorta, art. mandibolare, porzione mediana e ventrale della 1ª cavità cefalica.

[1] Gli embrioni sono numerati progressivamente secondo la loro età.

Digitized by Google

Fig. 10. Estremo ventrale della cavità premandibolare, ingrandito maggiormente, per mostrare come essa comunichi con un' altra piccola cavità che le è anteriore.

Fig. 11—16. Sezioni sagittali di un embrione poco più giovine dello stadio *K*, lungo 7 mm. (Embrione 2). Sono aperte le fenditure viscerali 1—4, la 5ª è prossima ad aprirsi. L'otocisti è ora un sacco che comunica ampiamente con l'esterno. Comincia l'invaginazione della vescicola ottica secondaria. (Le figure si seguono dall' esterno all' interno.) Ingr. 45.

Fig. 11. Sbocco dell' art. ioidea nell' aorta. In questo punto sembra esservi una comunicazione tra l'aorta e il seno sotto-midollare.

Fig. 12. Cominciano a formarsi dal seno cefalico, e propriamente dai suoi diverticoli, i vasi anteriori primitivi della testa (V_2—V_5); dall' arteria mandibolare si stacca un piccolo vaso (V_1) che si dirige verso l'occhio.

Fig. 13. Questa figura, insieme alla precedente e alle seguenti (14 a 16), mostra i rapporti tra il seno cefalico, i vasi anteriori, l'arteria mandibolare e l'aorta.

Fig. 17 e 18. Sezione sagittale (17) e ricostruzione (18) da sezioni sagittali di un embrione (No. 3) presso a poco dello stadio *K*. La 5ª fenditura viscerale è appena aperta. L'otocisti somiglia ad una storta a collo cortissimo. L'invaginazione della vescicola ottica secondaria è molto progredita; la vescicola primitiva è ora, sulle sezioni, un' angusta fenditura falciforme; dirimpetto all' invaginazione è già formato l'abbozzo del cristallino come zona di proliferazione ectodermica. Nel margine posteriore dell' arco ioideo e del glossofaringeo è formata una piccola appendice branchiale in cui si spinge l'arteria. Ingr. 57.

La fig. 18 è una parziale ricostruzione del lato sinistro (nel comporre la tavola la figura è stata capovolta) che mostra la topografia dei vasi della testa — vi si veggono quattro archi aortici, il mandibolare completo, i seguenti tagliati nella loro porzione più esterna. Le aorte cefaliche (di cui naturalmente una sola si vede nella figura) sono due grossi tronchi, di calibro uniforme, che ricevono sangue direttamente dal cuore, per mezzo delle arterie branchiali e dei vasi anteriori al seno cefalico.

Si è formato per le anastomosi sotto-cerebrali dei vasi 1—5 un grosso tronco pari, *V.c.s.* (vaso cerebro-spinale) che si continua indietro fin sotto l'otocisti e termina a fondo cieco in un ammasso di corpuscoli sanguigni, come più chiaramente si vede nella fig. 17 e nella fig. 19 (tav. 30).

Tav. 30.

Fig. 19—41. *Torpedo ocellata.*

Fig. 19. Sezione orizzontale a livello dell' otocisti di un embrione poco più sviluppato del precedente — vi si vede a destra un ampio seno gremito di corpuscoli di sangue. Ingr. 57.

Fig. 20—25. Ricostruzione (20) parziale del lato destro su sezioni sagittali, e sezioni sagittali (21—25) di un embrione che corrisponde allo stadio *L* (Embrione 4). La 6ª fenditura viscerale è prossima ad

Digitized by Google

aprirsi. L'otocisti si è sviluppata maggiormente e ora rimane in comunicazione con l'esterno per mezzo di un peduncolo cavo rivolto all' indietro (abbozzo del dotto endolinfatico). Il cristallino è separato dall' ectoderma.

La prima appendice branchiale dell' arco ioideo e quella del glossofaringeo si sono notevolmente allungate: in esse l'arteria forma un' ansa il cui ramo efferente si continua nel tratto dorsale dell' arteria stessa, formando così la prima porzione della vena branchiale — ventralmente alla prima appendice, nell' arco ioideo, si è già sviluppata una seconda ansa; nel 2° arco branchiale vero (4° arco viscerale) è pure iniziata una piccola appendice Ingr. 57.

Fig. 20. I vasi anteriori 1--5 hanno acquistato maggior sviluppo e si sono in parte fusi. Intorno al peduncolo ottico s'è formato un grosso anello vascolare.

Fig. 21. Connessioni dei vasi anteriori con l'aorta e col vaso sotto-midollare (lato sinistro).

Le fig. 22—25 si seguono dall' interno all' esterno, alla fig. 25 fa seguito la 21.

Fig. 22. Sezione mediana del seno cefalico e dell' anastomosi tra i suoi diverticoli anteriori o seno ipofisario (*S.ip.*).

Confrontando tra loro queste figure si vede come la comunicazione del seno con i suoi diverticoli anteriori si è fatta molto angusta.

Fig. 26—31. Sezioni orizzontali di un embrione più avanzato del precedente, stadio *M*? (Embrione 4). Tutte le fenditure viscerali sono aperte. L'otocisti si è molto sviluppata tanto in senso dorso-ventrale quanto da avanti in dietro; il dotto endolinfatico si è molto allungato. Il cristallino ha acquistato una piccola cavità centrale. Nei margini posteriori dei primi quattro archi branchiali cominciano a svilupparsi le appendici vascolari. Le arterie mandibolari si originano ancora dal tronco arterioso. (Le sezioni si seguono dal dorso verso il ventre.) Ingr. 45.

Fig. 26. Seno cefalico e diverticoli del seno, ora separati da questo.

Fig. 27. Sbocco delle art. mandibolari nel seno.

Fig. 28. Vasi che costeggiano l'ipofisi.

Fig. 29—31. Percorso dei V_1 e delle vene oftalmiche.

Fig. 32—37. Sezioni orizzontali di un embrione più sviluppato del precedente (Embrione 9). Anche nel 5° arco branchiale si trovano appendici branchiali filiformi, e nel 2°, 3° e 4° già sono iniziate le appendici vascolari del margine anteriore. Ingr. 30.

Fig. 32. Corrisponde alla fig. 38. Le art. mandibolari sono in completa atrofia, esse rappresentano ora due esili ramificazioni delle art. ioidee.

Fig. 33. Arteria mandibolare atrofizzata, maggiormente ingrandita (140).

Fig. 34. Sbocco della vena spiracolare nella carotide posteriore, origine delle carotidi interne; vene oftalmiche. — Corrisponde alla fig. 39.

Fig. 35. Seno cefalico (chiasma delle carotidi) dorsalmente allo sbocco delle vene spiracolari; innanzi ad esso è il seno venoso ipofisario in cui mettono capo le vene oftalmiche segnate nella fig. precedente.

Fig. 36. Seno venoso ipofisario e lacune venose che con esso si uniscono ventralmente al tratto comune delle cavità premandibolari. Le lacune venose sono i residui dei diverticoli anteriori del seno e

Digitized by Google

dei vasi che da quelli partivano, portando il sangue nel vaso cerebro-spinale. La figura è composta da varie sezioni.

Fig. 37. Sezione immediatamente dorsale alla precedente e corrispondente presso a poco alla fig. 41. Le parti laterali del seno ipofisario sono molto aumentate di volume e rappresentano l'inizio delle vene giugulari. La porzione dell' embrione dorsale a questa sezione è rappresentata nella fig. 43 della tav. 31.

Fig. 38—41. Sezioni orizzontali di un embrione (No. 6) meno sviluppato del precedente. Anche nel 5° arco branchiale cominciano ad apparire le appendici vascolari; negli archi anteriori già talune appendici (le più esterne) si sono allungate formando le branchie esterne. (Le sezioni si seguono dal ventre verso il dorso). Ingr. 30.

Fig. 38. Tronco arterioso e arterie branchiali che da esso si originano. (La figura è ottenuta da varie sezioni sovrapposte.) Le art. mandibolari ancora cospicue, pur fiancheggiando tuttora la tiroide, si originano dalla radice delle art. ioidee anzi che direttamente dal tronco arterioso come facevano prima (cfr. fig. 1 tav. 29).

Fig. 39. Il seno cefalico (divenuto ora chiasma delle carotidi) a livello dello sbocco delle vene spiracolari (primitive art. mandibolari).

Le fig. 40 e 41 servono a mostrare la forma del seno cefalico.

Nella fig. 42 della tav. 31 si vede l'unione del seno con le aorte.

Tav. 31.

Fig. 42—52 *Torpedo ocellata*, fig. 53—56 *Mustelus*.

Fig. 42. Ricostruzione da sezioni orizzontali dorsali a quella della fig. 41. — Il tratto delle aorte cefaliche compreso tra lo sbocco delle vene ioidee e quello delle vene glossofaringee (1ª radice aortica di Hyrtl) è in via di atrofizzarsi, il suo calibro è già molto ridotto.

Fig. 43. Ricostruzione da sezioni orizzontali dorsali a quella della fig. 37. L'atrofia della 1ª radice aortica di Hyrtl è completa, a sinistra della figura (cioè dal lato destro dell' embrione), ne rimangono ancora tracce.

Fig. 44—47. Riguardano un embrione (No. 8) più avanzato di quello della fig. 48, ma tuttavia più giovine dell' embr. 9, nel quale cominciano appena le appendici vascolari anteriori nel 2°, 3° e 4° arco branchiale.

Fig. 44. Sezione nel piano mediano. Seno cefalico (ora chiasma delle carotidi) molto ridotto; innanzi ad esso la parte mediana del seno venoso ipofisario. Ingr. 45.

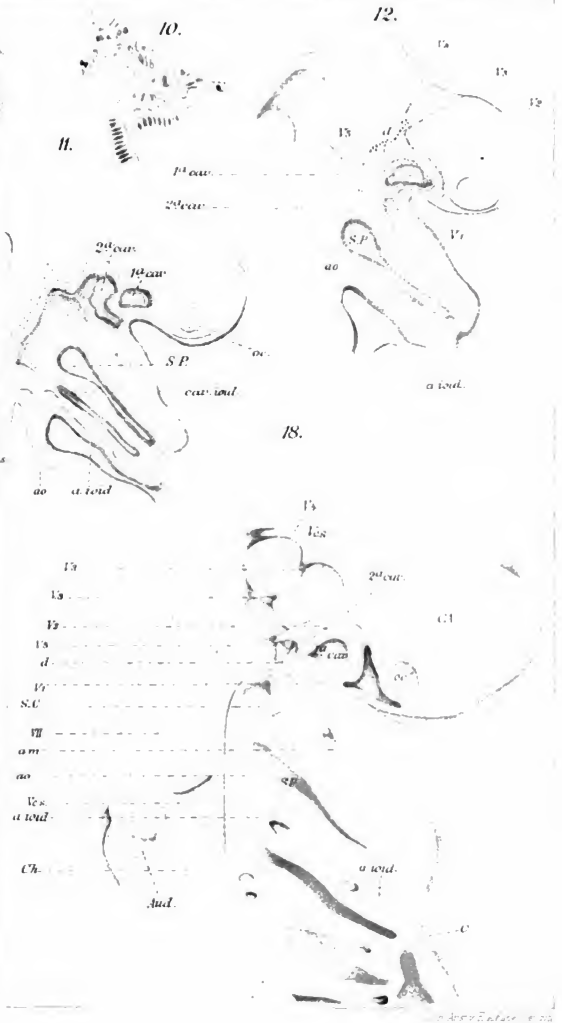
Fig. 45. Sezione più superficiale della precedente. Sbocco della vena spiracolare nella carotide posteriore; origine del tratto anteriore della vena giugulare dalla porzione laterale del seno ipofisario. Ingr. 45.

Fig. 46. Figura d'insieme dei vasi della testa (ricostruita da tagli sagittali). Ingr. 24.

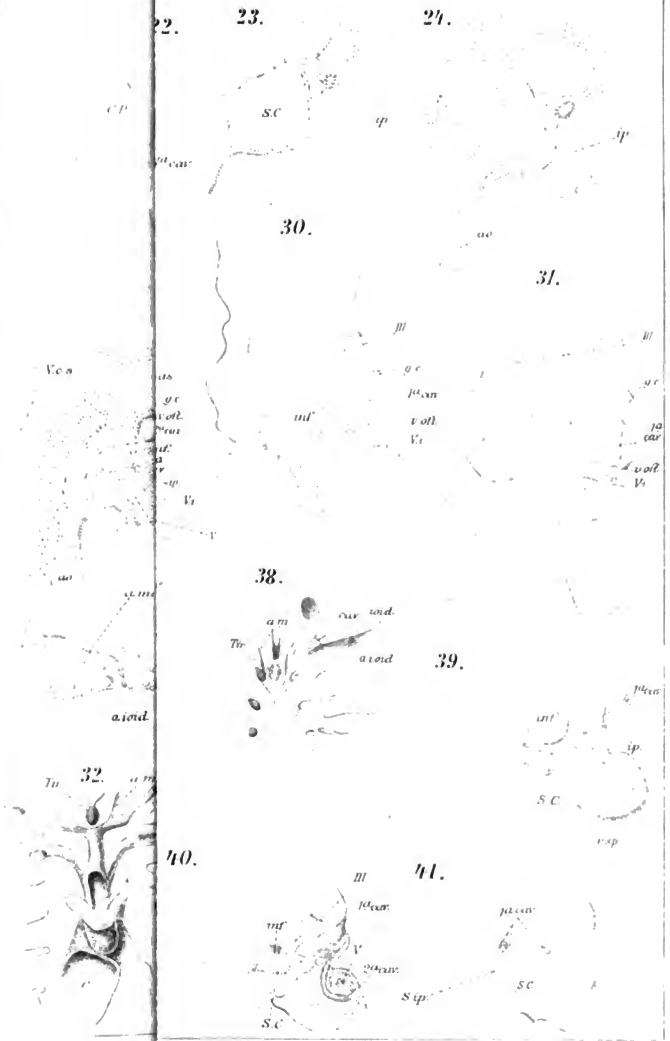
Fig. 46 bis. Figura schematica della origine della circolazione cerebrale superficiale.

Fig. 47. Porzione posteriore della fig. 46, maggiormente ingrandita per meglio mostrare i rapporti tra il vaso cerebro-spinale e la vena giugulare, come pure la formazione delle prime vene segmentali e dei tronchi anastomotici tra esse. Ingr. 45.

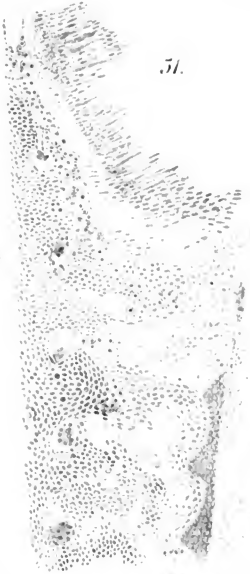
Digitized by Google

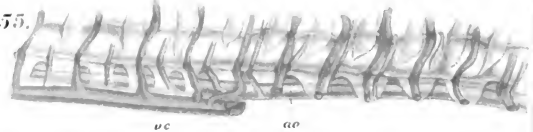


Digitized by Google



Digitized by Google





Digitized by Google

Fig. 48. Sezione sagittale di un embrione (No. 7). Ingr. 57. Sbocco del vaso cerebro-spinale nel seno di CUVIER. Origine delle vene segmentali anteriori e del tratto anteriore della vena cardinale.

Fig. 49. Figura d'insieme (ricostruita da sezioni sagittali) dei vasi della testa di un embrione (No. 10) più sviluppato di quello della fig. 46, e presso che simile all' embrione No. 9. Ingr. 24.

Fig. 50. Porzione posteriore della fig. 49, maggiormente ingrandita, da paragonarsi alla fig. 47. Ingr. 45.

Fig. 51. Regione delle radici ipoglossiche dello stesso preparato, a più forte ingrandimento. Serve a mostrare come piglino origine le vene segmentali dalle ramificazioni del vaso cerebro-spinale.

Fig. 52. Sezione orizzontale (soltanto la metà sinistra è disegnata) di un embrione alquanto più sviluppato del No. 9, che mostra la posizione delle arterie e delle vene segmentali nel tronco. Ingr. 45.

Fig. 53. Sezione sagittale del tronco di un embrione lungo 27 mm (misurato in paraffina) in cui è già formato l'abbozzo mesodermico degli archi vertebrali e comincia a differenziarsi la cartilagine; la corda dorsale è ancora di calibro uniforme e la sua capsula poco spessa. In ciascun segmento si trovano una vena ed un' arteria segmentale molto vicine l'una all' altra. (Parte anteriore a sinistra della fig.) Ingr. 25.

Fig. 54. Ricostruzione da sezioni sagittali di un pezzo del tronco di un embrione lungo 35 mm. Gli archi vertebrali sono nettamente delimitati, e in parte cartilaginei; cominciano ad accennarsi gli archi intercalari. Gli strozzamenti della corda cominciano a manifestarsi. (Parte anteriore a destra.) Ingr. 25. Cominciano ad atrofizzarsi in ciascun segmento alternativamente l'arteria o la vena segmentale.

Fig. 55. Ricostruzione dell' ultima porzione del tronco e della adiacente della coda dello stesso embrione della fig. precedente. (Parte anteriore a destra.)

Fig. 56. Una vena segmentale della fig. 54 con l'arteria in atrofia, maggiormente ingrandite.

Digitized by Google

Über das Färben mit Carmin, Cochenille und Hämateïn-Thonerde.

von

Paul Mayer.

Ähnlich wie ich es vor Kurzem[1] vom Hämatoxylin angab, verhält es sich mit dem Carmin: an Vorschriften zur Bereitung von Farblösungen ist kein Mangel, aber meist sind sie recht complicirt oder ungenau, und über die chemischen Vorgänge bei der Bereitung und Anwendung der Flüssigkeiten ist nichts Genaues bekannt. Ja, man hat sich nicht einmal die Mühe gegeben, die einzige neuere rein chemische Untersuchung über das Carmin, nämlich die von LIEBERMANN[2], zu benutzen und aus ihr die Consequenzen zu ziehen, obwohl ich bereits vor einigen Jahren ihre wesentlichsten Resultate einem größeren Leserkreise zugänglich zu machen versuchte[3]. Thatsächlich ist auch für den heutigen Histologen noch immer Carmin einfach Carminsäure mit einigen Verunreinigungen, ist das BEALE'sche Carmin eine Lösung von carminsaurem Ammoniak u. s. w. Die mikrotechnischen Lehrbücher aber schweigen entweder hierüber gänzlich (z. B. LEE, RAWITZ, GARBINI, STÖHR) oder tragen einfach diese irrige Ansicht vor, wie FOL, DIPPEL (1. Aufl.), FREY, BEHRENS & SCHIEFFERDECKER etc. etc. Nun hatte ich bereits 1887 den Wunsch geäußert,

---

[1] P. MAYER, Über das Färben mit Hämatoxylin. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd. 1891 pag. 170—186.

[2] C. LIEBERMANN, Zur Kenntnis der Cochenille und des Cochenillecarmins. in: Ber. D. Chem. Ges. 18. Jahrg. 1886 pag. 1969—1975.

[3] P. MAYER, Aus der Mikrotechnik. in: Internation. Monatschr. Anat. Phys. 4. Bd. 1887 pag. 37—46.

Digitized by Google

es möge auf Grund der Arbeit von LIEBERMANN ein Chemiker daran gehen, für den Histologen einen Carmin-Farbstoff von constanter Zusammensetzung herzustellen. So viel ich weiß, ist das nicht geschehen, und so habe ich denn selber Versuche gemacht, die auch zu brauchbaren Resultaten geführt haben. Im Folgenden gedenke ich darüber zu berichten und zugleich die bisherigen Methoden des Färbens mit Carmin und Cochenille kritisch zu besprechen.

A. Das Carmin des Handels

ist durchaus nicht etwa Carminsäure. Lange Zeit hatte ich GIERKE im Verdacht, mit der gegentheiligen Angabe die Histologen aufs Glatteis geführt zu haben, indessen mit Unrecht. Denn bereits in der 1. Auflage| von FREY's Buch über das Mikroskop (1863 pag. 107) ist von carminsaurem Ammoniak die Rede, aber auch nicht er, sondern GERLACH[1] ist dafür verantwortlich. Jedenfalls durchzieht diese Auffassung wie ein rother Faden nun die ganze Litteratur und ist dann durch GIERKE in seiner bekannten Schrift über die Färberei noch besonders über allen Zweifel erhoben worden. Es heißt dort (in: Zeit. Wiss. Mikr. 1. Bd. 1884 pag. 74): »chemisch gesprochen ist unser Farbstoff Carminsäure zu nennen und hat die Formel $C_{17}H_{18}O_{16}$« — und dann ruhig weiter pag. 75: »Carminsäure ist im Wasser nicht löslich, wohl aber in Verbindung mit Ammoniak als carminsaures Ammoniak und mit Essigsäure als essigsaures Carmin«. Alsdann kommt eine lange Auseinandersetzung über die Vortheile des kohlensauren Ammoniaks beim Färben mit Carmin, wobei jenes ohne allen Beweis als »Beize« im Sinne der Farbchemiker hingestellt wird[2]. Freilich durfte sich GIERKE gewissermaßen für

[1] Während der Entdecker der Carminfärbung, HARTIG, 1854—1858 stets nur von Carmin und höchstens von Carmin-Ammoniak redet, anfänglich auch lediglich Carmin in Wasser gelöst verwandte, spricht GERLACH (in: Wiss. Mitth. Physik. Med. Soc. Erlangen 1858 pag. 6) ohne Weiteres von einer »concentrirten Lösung von carminsaurem Ammoniak« und gebraucht diese Bezeichnung auch in seinen »Mikroskopischen Studien«. — Ich verdanke diese Angaben der Güte von H. HENKING, welcher die ältere Litteratur über Carmin in der Göttinger Bibliothek auf meinen Wunsch durchgesehen hat.

[2] Der Ausdruck Beize wird von Histologen oft verwandt, wo er gar nicht am Platz ist. So sagt SCHIEFFERDECKER (in: Das Mikroskop und die Methoden der mikroskopischen Untersuchung. Braunschweig 1889 pag. 191): »Es giebt bestimmte Stoffe, welche ein dauerndes Haften der Farbstoffe an dem Gewebe erleichtern event. allein ermöglichen: die Beizen. Solche sind z. B. Alaun, kohlensaures Ammoniak, kohlensaures Lithium, Kupfersalze, Eisensalze, etc.«

Digitized by Google

entschuldigt ansehen, da bereits 2 Jahre früher HOYER eine Vorschrift für ein »vollkommen neutrales carminsaures Ammoniak« gegeben hatte. Prüft man aber diese Vorschrift[1] und das Präparat näher, so zeigt es sich, dass dieses vermeintlich reine Salz nichts Anderes ist als ein recht theueres Carmin. Wäre es nämlich wirklich jenes Salz, so dürfte es ja beim Glühen auf Platinblech keine Asche hinterlassen, weil weder in der organischen Carminsäure noch im Ammoniak irgend welche unverbrennlichen Stoffe vorhanden sind; es giebt aber eine reichliche Asche, und in ihr lässt sich wie in der des Carmins leicht Thonerde nachweisen[2]. Indessen sowohl

In dieser Definition ist etwas vergessen, nämlich dass die »Beize« den Geweben fast immer vor der eigentlichen Färbflüssigkeit incorporirt wird, nicht gleichzeitig. Bei der Tinction der markhaltigen Nervenfasern nach WEIGERT z. B. sind sowohl das doppeltchromsaure Kali als auch das essigsaure Kupfer Beizen, und die Gewebe werden mit ihnen behandelt, bevor sie in das Hämatoxylin kommen. Alaun hingegen dürfte kaum als Beize benutzt werden, eben so wenig die genannten kohlensauren Alkalien. Von letzteren wird dies in dem bekannten Handbuche der technischen Chemie von MUSPRATT (4. Aufl. 3. Bd. 1889 pag. 16) ausdrücklich verneint, vom Alaun und den übrigen Thonerdesalzen freilich nicht; es zeigt sich aber bei genauerem Zusehen, dass der Färber entweder direct basische Thonerdesalze nimmt oder bei Verwendung von nicht basischen diese durch alkalische Zusätze darin überführt, und zwar nur zu dem Zwecke, um auf oder in der Faser Thonerde niederzuschlagen. Hiervon ist aber in der Mikrotechnik keine Rede. Noch mehr: der Alaun hilft — sei es im Alauncarmin oder der Alauncochenille, sei es im Hämalaun oder im BÖHMER'schen Hämatoxylin — stets den eigentlichen Farbstoff zusammensetzen; dieser nämlich enthält immer Thonerde, wie ich es für das Hämateïn bereits früher nachgewiesen habe und für das Carmin gleich zeigen werde. Überhaupt benutzt der Histologe ungleich dem Färber nur in seltenen Fällen wirklich Beizen und ist im Gegentheil meist durch Auswaschen mit Säuren etc. eifrig bemüht, »das dauernde Haften der Farbstoffe an dem Gewebe« zu verringern (vergl. auch unten pag. 502).

[1] H. HOYER, Beiträge zur histologischen Technik. 1. Carminlösung. in: Biol. Centralbl. 2. Bd. 1882 pag. 17—19. Noch einige Jahre früher hatte HOYER (Beiträge zur anatomischen und histologischen Technik. in: Arch. Mikr. Anat. 13. Bd. 1877 pag. 649 ff.) eine andere Methode zur Herstellung einer Carminlösung veröffentlicht, aber damals redete er noch nicht von carminsaurem Ammoniak.

[2] Das Präparat, welches ich untersuchte, stammt von GRÜBLER in Leipzig, es liegt aber kein Grund zur Annahme vor, dass es nicht conform HOYER bereitet sei. Da es etwas freies Ammoniak enthält (durch Lackmuspapier bequem nachweisbar), so löst es sich völlig klar in Wasser, und eben desshalb in Alkohol nur unter Zusatz einer Säure. Die wässerige Lösung färbt ganz diffus, aber auch die alkoholische thut es, also begreife ich nicht recht, was das Präparat für Vortheile bietet. Zudem ist sein Preis (bei GRÜBLER 10 g = 2,8 Mk.) auffällig hoch gegenüber dem des Carmins, dessen beste Sorte dieselbe Handlung mit 0,6 Mk. anzeigt. LEE nennt es übrigens in der neuesten Auflage seiner Technik pag. 81 richtiger HOYER's neutral Carmine.

Digitized by Google

Gierke als auch Hoyer hätten nur das erste beste Lehrbuch der Chemie, z. B. Gorup-Besanez (Organische Chemie 2. Bd. 1862 pag. 618) oder K. B. Hofmann (Zoochemie 1876 pag. 695) aufzuschlagen brauchen, um zu erfahren, dass die Carminsäure im Wasser leicht löslich sei. Diesen Vorwurf darf ich natürlich den späteren Autoren um so eher machen, besonders aber, nachdem Liebermann's Arbeit erschienen und von mir besprochen worden war. So z. B. Schiefferdecker, welcher den 2. Theil des 1. Bandes des Sammelwerkes über »die Gewebe des menschlichen Körpers und ihre mikroskopische Untersuchung« (Braunschweig 1889) bearbeitet hat und auf pag. 191—196 sich über Carmin und Cochenille auslässt. Denn auch er setzt Ammoniakcarmin und carminsaures Ammoniak gleich und verlässt sich auf Hoyer sowie auf den Erfinder des »carminsauren Natrons«, Maschke[1].

Man wird nun zweierlei fragen: was ist denn eigentlich Carmin, und: ist es wirklich so schlimm, wenn man es als Carminsäure mit einigen Verunreinigungen bezeichnet? Auf die zweite Frage wäre zu antworten, dass man auf diese Weise jeglichen Fortschritt in der Färberei mit Carmin verhindert, was ja auch bisher unzweifelhaft der Fall gewesen ist. Denn obwohl noch jedes Jahr wenigstens ein halbes Dutzend neue Carminlösungen angepriesen[2] werden, so sind

[1] Adolph Schmidt (Zur Physiologie der Niere. in: Arch. Phys. Pflüger 48. Bd. 1890 pag. 34 ff.) hat eine richtigere Vorstellung vom Carmin, verdankt sie aber gleich mir Liebermann. Er nennt desshalb auch pag. 45 das Product von Maschke Natroncarmin, bringt jedoch im Übrigen für unser Thema nichts Neues. Dagegen hat schon 1884 S. Martinotti (Sull' uso dell' allume di cromo nella tecnica microscopica. in: Zeit. Wiss. Mikr. 1. Bd. pag. 361—366) einige Angaben über die Darstellung des Carmins gemacht, welche der richtigen Auffassung ziemlich nahe kommen, und hat dann 1886 (Il timolo nella tecnica microscopica. ibid. 3. Bd. pag. 351—358) sich nebenbei über den Unterschied zwischen Carmin und Carminsäure ausgesprochen, was ich auch seiner Zeit zu citiren nicht versäumt habe. Jüngst nun (L'ematossilina, l'emateina ed il carminio. ibid. 8. Bd. 1892 pag. 488—492) kommt er hierauf zurück, betrachtet aber den Alaun im Carmin als Beize. Gerade in den guten Sorten sei möglichst wenig Alaun vorhanden; wenn also Liebermann 43% Thonerde darin gefunden habe, so müsse er ein schlechtes Carmin untersucht haben. Thatsächlich sind aber nach Liebermann nicht 43, sondern nur reichlich 3% vorhanden (s. unten pag. 484); Martinotti übersieht, dass die 43% sich nicht auf das Carmin, sondern auf dessen Asche beziehen, die selber nur 7% des Carmins ausmacht. Leider gibt Martinotti nicht genau genug an, worin die älteren Sorten sich von den neueren unterscheiden, so dass eine Nachprüfung ausgeschlossen ist.

[2] Darunter so seltsame, wie die neuesten von R. Haug (in: Zeit. Wiss. Mikr. 8. Bd. 1891 pag. 52), wo es schon genügt, die Namen zu hören: Alaun-

Digitized by Google

wir doch kaum weiter gekommen als schon 1879 GRENACHER war; höchstens dass wir einige früher sehr berühmte Lösungen, z. B. BEALE's Carmin, so ziemlich abgeschafft haben. Macht man sich aber klar, was Carmin eigentlich ist, so ergeben sich daraus Folgerungen, die für die Praxis nicht ohne Bedeutung sind. Ich werde daher hier nochmals kurz aus LIEBERMANN beibringen, was für uns wichtig ist.

Nach LIEBERMANN ist das Carmin des Handels (untersucht wurde eine »ausgezeichnet schöne und feurige« Sorte) »keine gewöhnliche Verbindung des Farbstoffs mit Thonerde, sondern eine Thonerdekalkprotein-Verbindung des Carminfarbstoffs«. Die Analyse ergab 17% Wasser, 20% stickstoffhaltige Substanzen, 56% Farbstoff, reichlich je 3% Thonerde und Kalk, sowie etwas Magnesia, Kali, Natron, Phosphorsäure und eine Spur Wachs. Hiernach verhält es sich mit dem Carmin wie mit dem ebenfalls in der Malerei gebrauchten Chromgelb: dieses ist ja nicht etwa Chromsäure, mit Blei verunreinigt, und so ist Carmin auch nicht Carminsäure[1] mit einigen andern Stoffen, sondern es stellt (abgesehen wohl vom Wasser) eine complicirte, allerdings noch nicht völlig erkannte chemische Verbindung dar, in welcher das Aluminium und Calcium eben so wenig fehlen dürfen, wie beispielsweise im Kochsalz das Natrium[2].

Borax-Carmin mit essigsaurer Thonerde, und Ammoniak-Lithion-Carmin mit Ammonium chloratum. Jenes ist noch dazu »meist erst in einigen Wochen gut brauchbar«. Warum nicht noch einige Salze mehr nehmen? Übrigens hat bereits ROLLETT den Zusatz von Salzen empfohlen (vgl. unten pag. 486).

[1] In meinem Referate über die Arbeit von LIEBERMANN habe ich 1887 besonders hervorgehoben, dass Dieser den Ausdruck Carminsäure vermeidet. Indessen sagt er selbst, es sei eine starke Säure (vgl. unten pag. 487 Anm. 5), und so sehe ich nicht recht ein, warum man nicht die allgemein gebräuchliche Bezeichnung anwenden soll.

In der oben kurz mitgetheilten Analyse des Carmins ist ein unsicherer Factor vorhanden, den aber LIEBERMANN ausdrücklich als solchen kennzeichnet: die 20% stickstoffhaltige Substanzen sind aus den 3% wirklich gefundenen Stickstoffs unter der Annahme erhalten, dass man dabei proteïnartige Verbindungen mit etwa 15% Stickstoff vor sich habe. Die Carminsäure ist dann als der Rest von 100% zu 56% ermittelt. Nun habe ich andererseits unter der Voraussetzung, die Erden in der Asche seien im Carmin als Neutralsalze an die Carminsäure gebunden gewesen, die Menge der letzteren zu etwa 55% berechnet, und diese Übereinstimmung ist doch zu groß, um rein zufällig zu sein.

Vielleicht ist in weniger schön rothen Carminsorten das Verhältnis der Säure zu den Basen oder das von beiden zu den Proteïnstoffen anders. Im Einklang mit LIEBERMANN bin ich übrigens der Ansicht, dass letztere eine wichtige Rolle im Carmin spielen.

[2] Von mehreren Seiten wird behauptet, die heutigen Carmine seien nicht mehr so gut wie die früheren, es müsse in der fabrikmäßigen Darstellung

Digitized by Google

Thatsächlich färbt denn auch, wie ich bereits 1887 hervorgehoben habe und unten noch ausführlicher besprechen werde, der organische Farbstoff (die Carminsäure) allein ganz anders als er es im Verein mit den anorganischen Substanzen des Carmins thut.

Nun zu den Folgerungen für die histologische Technik!

Wenn Liebermann eine Analogie zwischen dem Carmin und dem Türkischroth aufstellt, da in beiden Farben die relativen Mengen von Thonerde und Kalk gleich seien und da auch ein »schönes und echtes Krapproth zu seiner Bildung außer der Thonerde noch des Kalkes als Beize bedarf, welche sich beide in bestimmtem Verhältnisse später auf dem gefärbten Zeuge vorfinden«, so scheint er mir völlig im Recht zu sein, so weit das schöne Roth des Carmins bei der technischen Färberei in Frage kommt. Sieht man jedoch davon ab und begnügt sich in der Mikrotechnik mit dem Violett, wie es die Färbungen mit Alauncarmin liefern, so kann man des Kalkes entrathen: Beweis dafür ist die trefflich färbende Alauncochenille, in welcher ja der Alaun die Gegenwart von Kalk so gut wie ausschließt[1]. Eben so wenig aber ist, wie sich unten zeigen wird, für histologische[2] Zwecke die Gegenwart der stick-

etwas geändert sein. Dies ist möglich, aber keineswegs bewiesen, jedenfalls gilt es nicht für die Löslichkeit des Carmins in destillirtem Wasser. Ich habe mir freilich im Jahre 1889 notirt, dass im Gegensatze zu einigen gerade damals gekauften Sorten ein ganz altes so gut wie unlöslich war; da ich aber damals den Einfluss der Qualität des Glases hierauf noch nicht kannte, so möchte ich jetzt selber diese Notiz in Zweifel ziehen. Denn ein und dieselbe Sorte Carmin giebt, mit Wasser in Reagensröhren von verschiedenem Glase gekocht, ganz verschieden starke Lösungen; ferner mag altes Carmin durch langes Liegen etwas Ammoniak verloren haben und nur aus diesem Grunde so gut wie unlöslich sein. (Leider habe ich jenes alte nicht mehr.) Jedenfalls hat bereits 1854 Hartig zum Färben eine Lösung von Carmin in Wasser, also ohne Zusatz von Ammoniak, benutzt, und später hat Perls (nach Frey's Mikroskop 7. Aufl. 1881, citirt bei Gierke, 1. Bd. pag. 91) dasselbe gethan. So lange also nicht genauer angegeben wird, wodurch sich die neueren Carmine von den älteren unterscheiden, hege ich einigen Zweifel daran (s. auch oben pag. 483 Anm. 1).

[1] Genaueres über den Gehalt der Cochenille an Kalk scheint bisher nicht festgestellt zu sein; jedenfalls aber ist er im Vergleich zu dem im Carmin äußerst gering. Herr Dr. E. Herter hat einen Auszug aus Cochenille mit heißem Wasser, den ich anfertigte und fast bis zur Trockne eingedampft ihm übergab, freundlichst für mich auf Kalk untersucht, aber nur Spuren davon gefunden. Wahrscheinlich stammt er aus den Malpighischen Gefäßen des Insektes.

[2] Über den Unterschied der technischen Färberei von der histologischen s. unten pag. 502.

Digitized by Google

stoffhaltigen Substanzen im Carmin unbedingt erforderlich (s. jedoch p. 494 Anm. 2). Diese sind zudem, wie männiglich bekannt, in wässerigen Lösungen eine Quelle der Fäulnis, des übeln Geruches und wahrscheinlich der Sedimente; letzteres trifft ja auch für die alkoholischen Lösungen zu. Und wenn es wahr ist, was vielfach angegeben wird, dass »verfaultes Carmin« histologisch besser färbt als frisches, so wäre in der Regel der Stickstoff erst recht zu entbehren.

Solche Erwägungen haben es mir nahe gelegt, von Neuem zu versuchen, ob sich nicht mit Carminsäure Ersprießliches leisten lasse. Diese stellte ich mir bereits 1883 in Form ihres Ammoniaksalzes her und fand[1], dass sie »accurat so wie die Cochenilletinctur, und nicht wie Carmin« färbe. »Auch eine damals von Trommsdorff in Erfurt bezogene Probe von Carminsäure in Form eines zähflüssigen Extractes ergab mir für die Tinction die nämlichen Resultate«, und so machte ich keine weiteren Versuche, was vielleicht doch geschehen wäre, wenn ich von der sonst so vortheilhaft bekannten chemischen Handlung ein wirklich gutes Präparat bekommen hätte. Außer mir haben, wenn ich nicht irre, nur noch zwei Forscher die Carminsäure angewandt, sind indessen auch nicht weit gekommen[2].

[1] Mayer, Aus der Mikrotechnik pag. 44.

[2] Vor längerer Zeit hat A. Rollett (Bemerkungen zur Kenntnis der Labdrüsen und der Magenschleimhaut. in: Unt. Inst. Phys. Hist. Graz 2. Heft 1871 pag. 143 ff.) Carminroth zur Tinction empfohlen. Indessen ist nicht nur die Bereitung desselben, sondern auch seine Anwendung recht umständlich, und es scheint in der That nicht, dass sonst Jemand es benutzt hat. Rollett theilt übrigens mit so vielen Anderen den Irrthum, dass Carmin = Carminsäure sei, und empfiehlt in derselben Schrift (sie war mir durch die Güte des Herrn Verfassers zugänglich) »neutrales carminsaures Ammoniak«, in Wirklichkeit eine Lösung von Carmin in Ammoniak mit Überschuss von letzterem, zum Färben des Magens der Säugethiere. Er bemerkt aber gleich dazu, es färbe »die Kerne nur wenig« (pag. 156), dagegen nach geringem Zusatz von Salzen (1 % Chlorammonium, Chlornatrium oder schwefelsaurem Natron) seien »die Kerne vorherrschend und intensiv roth« gefärbt (pag. 157). Da sich nun das Carminroth nach Rollett ähnlich wie das salzfreie »carminsaure Ammoniak« verhält, so würde es ebenfalls diffus färben.

Ich verstehe nicht recht, wie Fol (pag. 184) als Rollett'sche Carminlösung folgende Vorschrift giebt: »Carminpulver wird mit verdünnter Schwefelsäure gekocht; der rothe Niederschlag [woher rührt dieser?] wird abfiltrirt und löst sich in reinem Wasser mit hellrother Farbe auf.« Die Färbung sei diffus und müsse mit Säure distinct gemacht werden. Noch dunkler freilich ist Gierke's wirklich originelles, falls originales Referat über die obige Arbeit von Rollett: »R. giebt mehrere Verfahrungsweisen, um Carminlösungen haltbarer zu machen, so dass sie bestimmte Mengen freier Säure vertragen, ohne dass der Farbstoff gefällt wird.«

Digitized by Google

Zuerst hat sie DIMMOCK[1] gebraucht; er macht eine $^1/_4$%ige Lösung in 80 % Alkohol, lässt Schnitte 2—5 Minuten darin und wäscht sie mit absolutem Alkohol aus. Auch verwendet er eine ganz neutrale Lösung von carminsaurem Ammoniak, ebenfalls in Alkohol, oder behandelt die Schnitte nach der Färbung noch mit Metallsalzen, um ihnen eine andere Farbe zu geben, und erwähnt auch richtig, dass mitunter die Salze in den Geweben selber diese Umfärbung besorgen.

Wie ich gleich zeigen werde, hat nur wenig gefehlt und DIMMOCK hätte die Carminsäure so verwandt, dass sie thatsächlich ein brauchbares Mittel geworden wäre. Eigenthümlicherweise ist genau an derselben Klippe UPSON[2] gescheitert, welcher etwa 1 % Carminsäure in einem Gemisch von 4 Theilen Wasser und 1 Theil Alkohol löst, die Schnitte von Nervengewebe darin 3—10 Minuten lässt und sie mit einer »Fixationsflüssigkeit« behandelt, die je nach dem gewünschten Farbenton Essigsäure, essigsaures Blei, schwefelsaures Eisen etc. ist[3].

B. Die Carminsäure

ist nach NIETZKI[4] eine purpurbraune, beim Zerreiben roth werdende Masse, welche sich leicht in Wasser und Alkohol, schwieriger in Äther löst. Sie ist eine schwache[5] zweibasische Säure, welche mit Alkalimetallen leicht lösliche, mit Erd- und Schwermetallen unlösliche violett gefärbte Salze bildet. Ich habe die Säure von E. MERCK in Darmstadt zum Preise von 2 Mark für 10 g bezogen; GRÜBLER zeigt sie mit 4 Mark an. Sie ist aschenfrei, etwas hygroskopisch, löst sich in Alkohol ganz, in Wasser nahezu klar, und färbt, wenn nicht in den Geweben besondere, hierzu geeignete Salze bereits vorhanden

[1] G. DIMMOCK, in: C. O. WHITMAN, Methods of Research in Microscopical Anatomy and Embryology. Boston 1885 pag. 34—38. Vom Carmin hat er die gewöhnliche falsche Vorstellung.

[2] H. S. UPSON, Die Carminfärbung für Nervengewebe. in: Neurol. Centralbl. 7. Jahrg. 1888 pag. 319—321 mit Bemerkung von W. C. KRAUSS). Ich citire nach SCHIEFFERDECKER's Referat (in: Zeit. Wiss. Mikr. 5. Bd. 1888 pag. 525—526), an dessen Schluss es heißt, die Methode scheine nicht viel zu leisten.

[3] Im Wesentlichen verfahren demnach UPSON und DIMMOCK ähnlich, wie ich es bereits 1879 mit der Cochenilletinctur gethan habe (Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1881 pag. 17.

[4] R. NIETZKI, Chemie der organischen Farbstoffe. Berlin 1889. Cochenille (Carmin etc.) pag. 231—234.

[5] Nach LIEBERMANN pag. 1975 eine starke Säure. In der That treibt sie aus Marmor die Kohlensäure aus.

Digitized by Google

sind, nur schwach und ziemlich diffus[1], ähnlich wie die Cochenilletinctur (s. unten pag. 497).

Über die Salze der Carminsäure scheint auch den Chemikern nicht viel bekannt zu sein; sie sind, wie NIETZKI sagt, bisher sämmtlich nur amorph erhalten worden. Uns interessiren hier in erster Linie die Thonerdesalze[2].

Versetzt man eine Lösung von Carminsäure oder noch besser von carminsaurem Ammoniak (d. h. dem wirklichen, nicht dem sogenannten) mit essigsaurer Thonerde, so fällt fast alle Säure als carminsaure Thonerde aus und lässt sich abfiltriren, auswaschen und trocknen. Sie hat die merkwürdige Eigenschaft, sich nicht nur in Säuren und sauer reagirenden Salzen (z. B. Alaun), sondern auch in Alkalien und alkalisch reagirenden Salzen (z. B. Borax) zu lösen, vorausgesetzt, dass als Flüssigkeit nur Wasser oder schwacher Alkohol genommen wird. Die Lösung in Alaun färbt die Kerne ähnlich wie Alauncarmin, die in Borax ceteris paribus zwar viel schwächer, aber mehr nach Roth hin; der Unterschied ist sehr deutlich, selbst wenn man die Objecte nur mit reinem Wasser auswäscht.

Auch durch Chloraluminium wird das carminsaure Ammoniak als Thonerdesalz ausgefällt, aber nur zum Theil; eine nicht unerhebliche Menge bleibt gelöst. Nimmt man endlich Alaun, so bildet sich gar kein Niederschlag, sondern die carminsaure Thonerde bleibt in Lösung. Dies gilt erst recht, wenn man statt des Ammoniaksalzes die reine Carminsäure wählt. Eine derartige Flüssigkeit, für die ich

[1] In so fern zeigt sie große Ähnlichkeit mit dem Hämateïn, das ja auch an sich nicht zu brauchen ist, sondern erst mit Metallsalzen (Methoden von WEIGERT u. A.) oder mit Thonerde eine gute Flüssigkeit zum histologischen Färben liefert. Genau so verhält sich auch die Carminsäure. Gleich jenem ist sie gegen Eisensalze sehr empfindlich und gibt damit eine graue bis schwarze Verbindung. Man lese nun, wie seltsam und doch »nahezu sicher« diese einfache Erscheinung O. ZACHARIAS sich zurechtgelegt hat: »Bringt man in einem Probirgläschen eine kleine Menge Essigcarmin mit einigen Tropfen von 1 proc. (wässeriger) Lösung von Eisenvitriol zusammen, so nimmt das Gemisch sofort eine dunkelbraune oder fast schwärzliche Färbung an. Der eigentliche Grund dieser Erscheinung ist chemisch noch nicht genügend aufgeklärt; aber dass eine Gerbsäure dabei im Spiele ist, welche von den Cochenille-Läusen aus deren Nährpflanzen mit aufgenommen wurde, dies kann als nahezu sicher angenommen werden.« (Verh. Ges. D. Naturf. Ärzte 63. Vers. Abth. Sitz. 1891 pag. 121.)

[2] Es scheint mir, als gäbe es ihrer mehr als eins, und sie würden sich dann durch den Gehalt an Thonerde von einander unterscheiden. Indessen ist dies für das Färben selber nicht von Belang, da meine Vorschriften nicht von diesen Salzen, sondern von der Carminsäure ausgehen.

Digitized by Google

nach Analogie mit dem Hämalaun den Namen **Carmalaun** vorschlage, empfehle ich in erster Linie zum Färben. Man nehme

> Carminsäure 1 g, Alaun 10 g, destillirtes Wasser 200 ccm. Lösung durch Erwärmen. Kann klar abgegossen oder filtrirt werden und bleibt, falls man ein Antisepticum (s. unten) hinzufügt, klar. (Eine Probe hat sich vom Anfang November 1891 bis jetzt ganz unverändert gehalten.)

Das Carmalaun ist ziemlich hell roth nach violett hin. Es färbt vorzüglich durch (auch Osmiumpräparate) und verleiht auch Schnitten, Membranen, Larven von Krebsen etc. schöne Färbung. Beim Auswaschen mit destillirtem Wasser bleibt das Plasma etwas gefärbt; will man dies nicht, so braucht man nur, wie beim Hämalaun, vorsichtig mit Alaun auszuziehen, oder in schwierigen Fällen mit schwacher Säure.

Man kann natürlich auch weniger Alaun nehmen, z. B. nur die Hälfte, aber die Lösung setzt dann nach einiger Zeit ab.

Verglichen habe ich das Carmalaun mit dem Alauncarmin[1] Grenacher's, das ja mit Recht für seine zarten Färbungen berühmt ist. Dabei stellte sich heraus, dass man ein Äquivalent desselben dann erhält, wenn man einer 3—5%igen Lösung von Alaun in Wasser $^1/_{1000}$ Carminsäure zusetzt (also: 1000 Wasser, 30—50 Alaun, 1 Carminsäure, kalt zu lösen). Diese so schwache und nebenbei gesagt auch billige Lösung färbt doch genau so gut, nur mit einem rotheren Tone, wie das Alauncarmin, und ist demselben dadurch überlegen, dass bei der Bereitung das Kochen vermieden werden kann und der Farbstoff ganz ausgenutzt wird. Auch sie bedarf eines Antisepticums, was übrigens in gleicher Weise vom Alauncarmin gilt. Ich nehme als solches gewöhnlich einige Thymolkrystalle oder nach dem Vorgange von Partsch etwas (1‰) Salicylsäure, von der sich ja nur äußerst wenig löst, oder salicylsaures Natron (5‰). Das Saccharin, dem man antiseptische Wirkungen nachrühmt, hat sich mir nicht bewährt.

---

[1] Im December 1889 ermittelte ich, dass 5 g Alaun und 100 g Wasser durch längeres Kochen etwa 0,5 g des damaligen Carmins lösten. Nahm ich mehr Carmin und kochte nach dem Abfiltriren den Überschuss desselben nochmals mit Alaunlösung, so erhielt ich ein Alauncarmin, das viel dunkler war als das gewöhnliche und auch intensiver färbte. Offenbar wird das Carmin beim Kochen mit Alaunlösung zerlegt, indessen lohnt es sich jetzt wohl kaum noch, hierauf näher einzugehen.

Digitized by Google

Carminsäure mit Chloraluminium und Salzen.

Das Carmalaun färbt deutlich mehr nach Roth hin, wenn man ihm Chlorcalcium[1] zusetzt. Da indessen dabei ein Niederschlag von Gips entsteht, welcher einen Theil des Farbstoffes mit sich zu Boden reißt, so ist ein solches Verfahren nicht anzurathen. Nimmt man dagegen als Thonerdesalz das Chloraluminium, so lässt sich das genannte Kalksalz natürlich ohne Umsetzung beimengen.

a. Wässerige Lösung. Setzt man zu einer Lösung von Carminsäure in Wasser vorsichtig etwas Chloraluminium, so fällt, wie schon gesagt, zunächst carminsaure Thonerde aus, löst sich aber wieder, sobald man mehr Chloraluminium hinzufügt. Und nun muss man nur, genau wie ich es bei Besprechung des KLEINENBERG'schen Hämatoxylins geschildert habe, nicht zu viel vom Solvens nehmen, um eine Flüssigkeit zu erhalten, die außerordentlich stark und dabei doch distinct färbt, freilich blauviolett. Die Vorschrift hierfür würde lauten: Carminsäure 1, Chloraluminium 3, Wasser 200. Hat man also irgend welche Gründe, das Carmalaun nicht zu benutzen, so mag man hierzu greifen; die Anwendung geschieht wie bei jenem, auch muss man ein Antisepticum zusetzen. Es färbt aber viel stärker das Plasma mit[2].

Ich habe theils mit der obigen Lösung, theils mit anderen, die in der relativen Menge der Säure und des Salzes abwichen, sehr zahlreiche Versuche nach der Richtung hin angestellt, ob sich durch Zusatz von anderen Salzen eine schöne rothe Färbung erreichen lasse. Dies ist mir indessen weder mit Salpeter noch auch mit Chlorcalcium gelungen. Ein einigermaßen befriedigendes Roth lässt sich, wie zu erwarten stand, nur dann erhalten, wenn man möglichst wenig Chloraluminium nimmt, und zwar so wenig, dass nicht aller Niederschlag sich wieder löst (also statt der oben angegebenen 3 Theile nur etwa $^1/_2$ Theil); nur ist dann die Färbung lange nicht so präcis, wie mit Carmalaun, so dass man mit Alaun, Chloraluminium oder Säure auswaschen muss, falls man reine Kernfärbung haben will. Wohl aber ist ein Zusatz von Chlorcalcium[3] zu alkoholischen Lösungen angezeigt, wie sich sofort des Näheren ergeben wird.

[1] Chlorammonium oder Salpeter wirken nicht so.

[2] Im Carmalaun, Hämalaun und andern Lösungen wirkt der Alaun gewiss nicht als »Beize«, sondern verhindert geradezu das Plasma an der Aufnahme von Farbe. Wie er das fertig bringt, wäre allerdings noch zu ermitteln.

[3] Chlorbarium oder Chlorstrontium wirken ähnlich, nicht aber thut es Salpeter.

Digitized by Google

b. Alkoholische Lösung. Carminsäure ist allein oder mit Chloraluminium auch in absolutem Alkohol löslich; gleichwohl fallen die Färbungen in so starkem Alkohol nicht differenzirt genug aus. Stärker als bis zu 70% soll man daher lieber den Alkohol nicht nehmen. Genau wie bei dem ja ebenfalls alkoholischen Hämacalcium (vgl. diesen Band pag. 182 Anm. 2) ist auch hier ein Überschuss von Chloraluminium nur in so fern schädlich, als er die Färbung sehr abschwächt; zudem geht der Farbenton selber mehr und mehr nach Blau hin — umgekehrt natürlich, je mehr Carminsäure man nimmt, um so mehr nach Roth. Immerhin darf man auf 1 Theil der Säure zwischen $^1/_4$ und 2 Theile Chloraluminium nehmen und wird stets noch brauchbare Färbungen bekommen[1]. Nach längerem Probiren und Vergleichen möchte ich nun folgende Lösung, welche Chlorcalcium enthält, unter dem kurzen Namen **Paracarmin** als die beste bezeichnen:

> Carminsäure 1 g, Chloraluminium $^1/_2$ g, Chlorcalcium 4 g, 70%iger Alkohol 100 ccm. Man löst kalt oder warm, lässt absetzen und filtrirt.

Die Lösung ist schön roth, aber so hell, dass man in nicht zu dicken Schichten auch kleine Objecte gut sehen kann. Auswaschen mit saurem Alkohol ist für Schnitte, oder falls man Stücke, die geschnitten werden sollen, durchfärben will, ganz unnöthig, und auch für Oberflächenansichten wird man gewöhnlich nur mit schwachen Lösungen von Chloraluminium in Alkohol zu waschen brauchen; sollte auch dies nicht genügen, so ist Alkohol mit etwa 5% Essigsäure ($2^1/_2$ % Eisessig) anzuwenden. Die Objecte werden roth, nicht violett, freilich nicht so feurig roth, wie in Boraxcarmin nach Ausziehen mit saurem Alkohol. Gefärbt habe ich sowohl große Stücke von erwachsenen Haien als auch von Embryonen derselben, ferner ganz kleine Larven, Schnitte etc. Über die Länge der Zeit, welche die Objecte zur Durchfärbung brauchen, lässt sich nichts Genaueres sagen, denn das richtet sich ganz nach ihnen selber; da sie aber in starkem, säurefreiem Alkohol liegen, so kann auch ein längeres Verweilen darin ihnen unmöglich schaden. Das Paracarmin wird gegenwärtig hier im Institute viel verwandt und von Manchen dem Carm-

[1] Was ich oben pag. 183 über die Färbung des Entoderms in den Tentakeln der Hydroiden sagte, nämlich dass man dem Hämateïn mehr Chloraluminium zufügen solle als sonst gebräuchlich, trifft auch für die Carminsäure zu: je mehr Thonerdesalz, desto tiefer dringt die Färbung.

Digitized by Google

alaun vorgezogen. Ich habe eine kleine Menge von Mitte October 1891 her aufbewahrt; sie ist noch jetzt, also nach etwa 7 Monaten, völlig so gut und klar wie zu Anfang.

Ehe ich mich nun zur Cochenille wende, möchte ich noch die gebräuchlichen Carminlösungen einer kurzen Besprechung unterziehen und sie, so weit es nicht schon geschehen ist, mit den neuen Flüssigkeiten vergleichen. Nach ihrer Reaction lassen sie sich in zwei große Gruppen[1] bringen.

1. alkalische. Aus allen wird durch Essigsäure das Carmin gefällt, eben so durch eine reichliche Menge von starkem Alkohol. Verdünnte Salzsäure präcipitirt ebenfalls aus allen das Carmin, indessen löst sich dieses, wenn man mehr Salzsäure zusetzt und erwärmt, wieder auf; aus Boraxcarmin löst es sich schon kalt wieder, falls man nur Alkohol hinzufügt (hierauf beruht eben beim Grenacher'schen Boraxcarmin die Möglichkeit des Auswaschens mit angesäuertem starkem Alkohol); Lithioncarmin verhält sich eben so. Hierher gehören

a) das sog. neutrale Carmin, d. h. der wässrige Auszug aus Carmin, der sich durch Abdampfen concentriren lässt und dann leidlich gut und kräftig färbt, wenn man nur nicht zu lange auswäscht und zuletzt mit etwas Essigsäure die Farbe in den Geweben fixirt,

b) das Hoyer'sche sog. carminsaure Ammoniak, im Wesentlichen gleich dem vorigen,

c) das Boraxcarmin,

d) das Ammoniakcarmin[2],

e) das Lithioncarmin und

f) das Pikrocarmin.

---

[1] Dies thut auch Fol (Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie etc. Leipzig 1884 pag. 184), nur lässt er fälschlich das Boraxcarmin neutral sein. Nach ihm hat das Carmin nur in saurer Lösung »die Eigenschaft eines Kernfärbemittels«.

[2] Mit Recht ist es Liebermann aufgefallen, dass sich Carmin völlig in Ammoniak löst, obwohl Thonerde und Kalk darin sind, und dass letztere in dieser Lösung durch oxalsaures Ammon sich nicht nachweisen lassen. Für die Thonerde habe ich oben bereits angegeben, dass sie in ihrer Verbindung mit Carminsäure in Ammoniak (auch in Borax) löslich ist. So verhält sich auch carminsaurer Kalk. Kocht man übrigens Carmin anhaltend mit Wasser und Oxalsäure, so geht die Carminsäure in Lösung, während die Erden als oxalsaure Verbindungen zurückbleiben (Mayer, Aus der Mikrotechnik pag. 43). Ich habe dies jetzt nochmals gethan und aus der Carminsäure (nach Entfernung der überschüssigen Oxalsäure) mit Alaun ein brauchbares Carmalaun gewonnen, wie dies auch nicht anders zu erwarten stand.

Digitized by Google

2. saure, d. h. die mit freier Säure oder mit sauer reagirenden Salzen hergestellte. Hierher gehören

a) das alkoholische Salzsäure-Carmin (GRENACHER: MAYER); aus ihm fällt der Farbstoff schon durch Wasser aus, löst sich aber in der Wärme nach Hinzufügen von etwas Salzsäure; fällt man ihn durch Alkali, so ist er in Wasser löslich.

b) das Essigsäure-Carmin und

c) das Alauncarmin, das schon des Alauns wegen sich nicht mit starkem Alkohol bereiten lässt und durch Basen zersetzt wird. Sowohl das Salzsäure- als auch das Alauncarmin färben lange nicht so schön roth wie die Carmine der 1. Gruppe.

Vom Lithioncarmin habe ich absolut keine Vortheile gesehen: es färbt Stücke nur schlecht durch und macerirt dieselben nicht unbeträchtlich, steht also dem Boraxcarmin erheblich nach[1]. Als die besten Lösungen dürften also omnium consensu nur gelten: Alauncarmin nach GRENACHER und Boraxcarmin nach GRENACHER[2]: denn über das Pikrocarmin sind die Meinungen schon recht getheilt[3], und ich persönlich finde gleich Anderen, dass eine gute Färbung mit Carmin, auf welche eine Behandlung der Objecte mit Pikrinsäure (in Alkohol oder auch erst in Terpentinöl) folgt, wenigstens für Präparate, die in Balsam aufbewahrt werden sollen, eben so viel leistet und bequemer zu erzielen ist als direct mit Pikrocarmin. Aber auch das Boraxcarmin lässt beim Durchfärben großer Stücke mitunter im Stich: sei es, dass es nicht genügend eindringt, sei es, was öfter vorkommt, dass trotz sorgfältigsten Auswaschens im Inneren körnige Präcipitate von Carmin bleiben. Und streng genommen ist auch das Alauncarmin nicht tadellos, da es bekannt-

[1] Auf die übrigen Carmine mit freien oder kohlensauren Alkalien braucht also erst recht nicht eingegangen zu werden. Sie können alle nur in Frage kommen, wenn man Gewebe färben will, die man vorher mit Chromsäure oder ihren Salzen dermaßen behandelt hat, dass alle anderen Färbungen nicht mehr anschlagen wollen, oder falls man zugleich färben und maceriren will. Dies gilt natürlich auch von Beales Carmin, das gleichfalls nur einen beschränkten Wirkungskreis haben kann. Das Essigsäure-Carmin ist ebenfalls nur in ganz bestimmten Fällen von Nutzen und wird in der Regel schädlich wirken.

[2] Das Boraxcarmin ist bekanntlich schon 1865 von THIERSCH und ähnlich auch von WOODWARD angewandt worden, jedoch sind beide Vorschriften wenig rationell, scheinen auch außer bei den Erfindern kaum irgendwo in Gebrauch gewesen zu sein. Die allgemeine Aufnahme datirt jedenfalls erst von 1879 und ist GRENACHER zu verdanken.

[3] Beweis die große Menge Vorschriften zu seiner Herstellung. Die ursprüngliche von RANVIER ist jedenfalls die umständlichste.

Digitized by Google

lich nur langsam färbt und für Stückfärbung überhaupt kaum verwendbar ist. Ihm ist in dieser Beziehung das Carmalaun entschieden überlegen (s. oben pag. 489), und dem Boraxcarmin ist es das Paracarmin in so fern, als es stärker alkoholisch (70% gegen 35%), nicht alkalisch (mithin den Geweben nicht gefährlich) und dem Verderben[1] viel weniger ausgesetzt ist. Freilich liefert es nicht die lebhaft rothen Färbungen wie jenes, die mit Recht in den Augen vieler Histologen als Vorzug gelten. Meine Bemühungen aber, aus Carminsäure ein brauchbares Analogon des Boraxcarmins herzustellen, sind bisher fehlgeschlagen, obwohl es gelingt, neben dem Thonerdeein Kalksalz[2] in alkalische Lösung zu bringen.

Erwähnung verdient noch, dass auch in den Carminlösungen nicht die Carminsäure allein das färbende Princip ist,

---

[1] Abgesehen davon, dass die Lösungen in dem Maße schwächer werden, wie sich Sedimente darin bilden, und dass jedes Filtriren lästig ist, übt letzteres, wenn es öfter geschieht, auch einen schädlichen Einfluss auf die Farblösung aus. Dies zeigt sich am deutlichsten in den Versuchen von S. Krysinski (Über Suspension und Lösung. in: Sitz. Ber. Jena. Ges. Med. Naturw. f. d. Jahr 1884 pag. 8—18), welcher allerlei Lösungen durch eine große Reihe in einander gesteckter Filter gehen ließ. »Carmin wird durch 80 Filter noch nicht entfärbt, das Filtrat erscheint jedoch schon deutlich schwächer gefärbt.« In der That hat das gewöhnliche Filtrirpapier auch aus guten Handlungen deutlich Affinität zu Farbstoffen, und leider ist diese oft nicht einmal an allen Stellen eines Filters gleich groß, so dass Zersetzungen des Farbstoffes leicht vorkommen können. — Krysinski's theoretische Folgerungen scheinen mir übrigens gänzlich haltlos zu sein, da seine Versuche sämmtlich eine andere Deutung zulassen. Ob sie durch die Chemiker eine Widerlegung gefunden haben, ist mir nicht bekannt.

[2] Wie schon erwähnt, sind carminsaurer Kalk und carminsaure Thonerde in Boraxwasser löslich, aber färberisch halten sie den Vergleich mit Boraxcarmin bei Weitem nicht aus. Die specifischen Leistungen des letzteren müssen also doch irgendwie mit dem Gehalte des Carmins an den nicht näher bekannten Eiweißstoffen zusammenhangen; vielleicht ganz einfach nur so, dass diese Stoffe in dem Alkohol von 70%, der zum Auswaschen benutzt wird, niedergeschlagen werden und daher mehr Farbe im Gewebe fixirt halten als sonst der Fall sein würde. Denn beim Auswaschen mit Wasser geht fast alle Farbe wieder fort (gerade wie beim Lithioncarmin). — Da im Carmin nach Liebermann Phosphorsäure enthalten ist, so habe ich auch phosphorsauren Kalk verwandt, aber gleichfalls ohne Erfolg. Eine Art Boraxcarmin erhält man auch durch Lösung von Chloraluminium, Carminsäure und Borax in schwachem Alkohol, aber es färbt, selbst wenn es sehr concentrirt genommen wird, nicht stark genug. Ähnlich verhält es sich, wenn man Carminsäure und Thonerdehydrat (ich meine dasjenige, welches im Handel die Bezeichnung: in Essigsäure löslich trägt) mit Wasser oder Alkohol kocht. Die Flüssigkeit reagirt nur wenig alkalisch, färbt diffus und macht den Gebrauch sauren Alkohols nöthig, aber die Farbe ist zu schwach und auch lange nicht so schön roth wie beim echten Boraxcarmin.

Digitized by Google

sondern diese in ihrer Verbindung mit Thonerde und wohl auch mit Kalk. Für die alkalischen Lösungen, in welche das Carmin unzersetzt übergeht, ist das ohne Weiteres klar; aber auch für das Salzsäure-Carmin gilt es, weil es gleichfalls die anorganischen Salze enthält, und für das Alauncarmin natürlich ebenfalls, so weit die Thonerde in Frage kommt.

C. Cochenille.

Über das Insekt, welches die Cochenille liefert, ist man durchaus nicht so gut unterrichtet, wie bei der Wichtigkeit dieses Handelsartikels vermuthet werden könnte. Die meisten Autoren schreiben ihre Angaben einfach von einander ab. Auch die neueste Zusammenstellung darüber, die von R. Blanchard, lässt Genaueres vermissen; namentlich kann man daraus absolut nicht ersehen, wo und wie im Insekt der Farbstoff sich bildet und ablagert. Gierke sagt freilich (1. Bd. pag. 73) hierüber ganz resolut, er »wird im Inneren der Leibeshöhle erzeugt und scheint ein gleichmäßig purpurngefärbter Saft zu sein; bei mikroskopischer Betrachtung erkennt man jedoch, dass in einem farblosen Saft außerordentlich kleine, purpurne Körnchen enthalten sind«. Dies ist zum mindesten ungenau; ich gehe jedoch hier nicht weiter darauf ein, sondern gebe in einem besondern Artikel (s. diese Zeitschrift pag. 505 ff.) einige Beiträge zur Kenntnis von *Coccus cacti*.

Über die chemische Zusammensetzung der Cochenille sind ebenfalls die Gewährsmänner alles Andere eher als zuverlässig und einig. Liebermann, der neueste, bringt zwar auch keine Analyse, schätzt aber den Gehalt an Farbstoff (Carminsäure) auf etwa 9—10% und das Maximum in einer »sehr guten Silbercochenille« auf noch nicht 14%. Dabei kritisirt er die Angaben von Mène und John, welche 26—50% gefunden haben. Mène[1] sagt ferner, die Asche betrage $3^1/_3$—6% und bestehe aus phosphorsaurem Kalk und Chlorkalium, während Dieterich[2] sie zu $^4/_5$ aus phosphorsaurem Kalinatron bestehen lässt.

---

[1] In: Comptes Rend. Tome 68 pag. 666 ff.

[2] Citirt nach Liebermann. — Der wässerige Auszug, dessen ich oben pag. 485 Anm. 1 erwähnte, enthält nach E. Herter viel Phosphorsäure an Alkalien gebunden. Bei der Bereitung des Carmins werden diese Salze darin übergehen, wie schon Liebermann angiebt, und sie brauchen daher auch in ihm gar keine besondere Rolle zu spielen, sondern sind einfach ein nothwendiges Übel. Dagegen muss der Kalk eben so gut eigens hineingeschafft werden wie

Digitized by Google

Meine eigenen Versuche mit Cochenille haben Folgendes ergeben.

1) Die Carminsäure ist in der Cochenille nicht frei, sondern an eine Base gebunden, und zwar nicht an Kalk, sondern an irgend welches Alkali. Der Beweis hierfür ist: reine Carminsäure wird aus ihrer Lösung in Wasser durch Chlorcalcium erst dann ausgefällt, wenn sie mit einem Alkali neutralisirt wird[1]. Der wässerige Auszug aus Cochenille hingegen wird ohne Weiteres durch Chlorcalcium ausgefällt, eben so der alkoholische. Ferner löst sich bei Öffnung des lebenden Thieres der Farbstoff sofort in Wasser oder schwachem Alkohol und lässt sich andererseits durch Chlorcalcium an Ort und Stelle fixiren. Er kann also nur ein carminsaures Alkali sein, und bei den weiter unten zu besprechenden alkoholischen Tincturen ist demnach die Gegenwart von Kalksalzen ausgeschlossen, falls sie nicht absichtlich zugesetzt werden.

2) Die Alauncochenille ist ohne allen Zweifel ein vorzügliches Färbemittel, das sehr distinkt und doch ziemlich stark, allerdings blau-violett tingirt. Warum Czokor[2] gebrannten Alaun statt des gewöhnlichen nimmt, ist mir unklar geblieben; er selbst sagt es nicht. Ein Grund dazu lag um so weniger vor, als schon 3 Jahre früher Partsch[3] eine Vorschrift gegeben hatte, die rationeller war

die Thonerde, und von den stickstoffhaltigen Substanzen wird das auch wohl gelten. Nur findet man — und Liebermann klagt ebenfalls darüber — in den Vorschriften zur Carminbereitung, wie sie die Lehrbücher bieten, hiervon gar Nichts erwähnt, häufig dagegen den baaren Unsinn, wie z. B. dass aus einer Abkochung der Cochenille beim Stehen an der Luft sich allmählich der Carmin als zarter Schlamm absetze etc.

[1] Das so gebildete carminsaure Calcium ist schmutzig graugrün. Wäscht man es aus und trocknet es, so ist es eine haltbare Masse, aus der sich jederzeit durch Auflösen in Alaunwasser ein kräftiges Alauncarmin gewinnen lässt. Übrigens ist das Kalksalz etwas in Wasser löslich (mit braun-röthlicher Farbe) und kann daraus durch Alcohol fast ganz ausgefällt werden. Ähnliches habe ich bereits 1881 angegeben (l. c. pag. 17 Anm. 1).

[2] Johann Czokor, Die Cochenille-Carminlösung. in: Arch. Mikr. Anat. 18. Bd. 1880 pag. 412—414: Cochenille und Alumen ustum je 7 g, Wasser 700, eingekocht bis auf 400.

[3] Carl Partsch, Beiträge zur Kenntnis des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. in: Arch. Mikr. Anat. 14. Bd. 1877 pag. 179 ff. Auf pag. 180 giebt er an, man solle fein zerriebene Cochenille mit Alaunlösung (5 : 100) längere Zeit kochen und später zur Verhütung des Schimmelns etwas Salicylsäure zusetzen, welche der Färbung nicht schade. Schnitte seien in 2—5 Minuten gut gefärbt. Nach der Darstellung in Fol's Lehrbuch (pag. 184) könnte man glauben, beide Autoren hätten dieselbe Vorschrift gegeben, während thatsächlich nur die von Czokor copirt wird. — Partsch hat die Menge des Alauns richtig bemessen, denn wie ich aus Erfahrung weiß, genügen 3% nicht, um den Farb-

Digitized by Google

und auch, so weit ich selber darüber urtheilen kann, ein fast eben so gutes Product liefert, das noch dazu nicht gleich der anderen Lösung fortwährend Niederschläge bildet, sondern klar und von gleicher Stärke bleibt[1].

3) Die Cochenilletinctur habe ich seiner Zeit kaum wärmer[2] empfohlen als sie es verdiente; es scheint aber nicht, dass sie viel Anklang gefunden hat. Denn abgesehen von einigen speciellen Fällen, wo sie wegen ihrer Eigenschaft, die Drüsen oder ihre Secrete besonders auffällig zu färben, gerühmt wird, hat eigentlich nur LEE[3] auch neuerdings noch ihrer lobend gedacht. Dies hängt wohl so zusammen, dass kurz vorher GRENACHER seine Formeln veröffentlicht hatte, und da diese in der That schönere und namentlich kräftigere Färbungen liefern, so war das Missgeschick der Cochenilletinctur erklärt. Gegenwärtig möchte ich aber mehr als damals betonen, dass sie nur dann wirklich von Nutzen sein kann, wenn in den Geweben (oder deren Abscheidungen) Salze vorhanden sind, welche mit der Carminsäure unlösliche, specifisch gefärbte Verbindungen eingehen.

Die Cochenilletinctur wird je nach der Stärke des Alkohols, mit der sie bereitet ist, verschiedene Stoffe enthalten: mehr oder weniger Fett, dem entsprechend weniger oder mehr sogenannte Extractivstoffe u. s. w. Darum ist, wie ich auch schon damals hervorgehoben habe, »zur völligen Ausziehung des nicht fixirten Farbstoffes ein gleich starker Alkohol durchaus nothwendig«. Außerdem enthält die Tinctur als das färbende Princip carminsaures Alkali[4],

stoff (carminsaure Thonerde) in Lösung zu halten, namentlich wenn noch phosphorsaure Alkalien dabei sind. Eine stärkere Flüssigkeit gewinnt man, wenn man außer den 5% Alaun noch 1% Kalisalpeter nimmt. Der Grund dafür ist mir unklar.

[1] Ganz vor Kurzem hat C. L. HERRICK (Notes upon Technique. in: Journ. Comp. Neur. Cincinnati Vol. 1 1891 pag. 134) statt des Alauns schwefelsaure Thonerde empfohlen; es sei ein »vast improvement«. MARTINOTTI (s. oben pag. 483 Anm. 1) hat 1884 Chromalaun benutzt, scheint aber hierin keine Nachfolger gehabt zu haben.

[2] Von den Präparaten aus dem Jahre 1879 besitze ich noch eine Anzahl, welche auch mit Borax- oder Alauncarmin nicht hätten schöner gefärbt werden können. Meist sind es pelagische Krebse (Copepoden, Phrominiden), aber auch allerlei Larven, wie Auricularien etc.

[3] A. B. LEE, The Microtomist's Vade-mecum. Second Edition London 1890. Es heißt dort pag. 92: »I am convinced that it ought to be better known. It is very useful in many cases (Annelids, for instance), and indispensable for Arthropoda.«

[4] Es war mir schon immer auffällig gewesen, dass der Auszug aus Coche-

Digitized by Google

und dieses färbt gleich der Carminsäure allein durchaus nicht irgendwie stark oder präcis, sondern nur schwach und diffus. Sobald es jedoch in den Geweben oder deren Secreten Gelegenheit zur Umsetzung mit Kalk-, Thonerde-, Magnesia- oder gar Metallsalzen findet, können sehr schöne, brauchbare Färbungen zu Stande kommen. Mitunter sehen die Präparate fast so aus als wären sie mit Carmin gefärbt, und ich würde gegenwärtig hieraus beinahe den Schluss ziehen, dass in den Objecten Thonerde[1] schon vorhanden gewesen sein muss, als sie in die Cochenilletinctur hineinwanderten. Andererseits habe ich jetzt wieder vielfach mit neuen Tincturen gearbeitet und bin dabei zu dem schon oben erwähnten Resultate gekommen, dass die Cochenilletinctur nach der früheren Formel (1 g Cochenille, 10 ccm Alkohol von 70%) nur in ganz speciellen Fällen gute Dienste leisten wird.

Bei dem vergleichsweise geringen Preise der Cochenille — sie kostet etwa nur $^1/_{50}$ von der Carminsäure — schien es angezeigt zu erproben, ob sich nicht doch eine für alle Fälle brauchbare Tinctur daraus gewinnen ließe. Ich möchte nun nach sehr zahlreichen Versuchen folgende Formel geben:

> Cochenille 5 g, Chlorcalcium 5 g, Chloraluminium 0,5 g, Salpetersäure (von 1,20 spec. Gew.) 8 Tropfen, Alkohol (von 50 %) 100 ccm.

Die Cochenille muss möglichst fein pulverisirt sein und wird mit den Salzen in einem Mörser gut gemengt. Alsdann setzt man den Alkohol nebst der Säure zu und erhitzt bis zum Kochen, lässt unter öfterem Umschütteln einige Tage kalt stehen und filtrirt. Diese neue Tinctur färbt ähnlich wie Paracarmin, nur nicht ganz so intensiv und auch nicht so distinct. Man muss sich aber immer vor Augen halten, dass sie je nach der Art der Cochenille[2] verschieden aus-

---

nille mit absolutem Alkohol ganz hell ist. Wäre die Carminsäure im freien Zustande, so könnte dies nicht der Fall sein. In der That erhält man denn auch eine vergleichsweise starke Tinctur, wenn man angesäuerten absoluten Alkohol nimmt und so die Carminsäure in Freiheit setzt.

[1] In den normalen thierischen Geweben ist sie bisher nicht constatirt worden.

[2] Die unsrige ist von E. Merck in Darmstadt bezogen. Sollte eine Cochenille gar wenig Farbstoff enthalten, so würde der Zusatz von Chloraluminium und Säure zu verringern sein. — Natürlich könnte man sich auch zunächst durch Ausziehen der Cochenille mit angesäuertem Alkohol eine Lösung von Carminsäure herstellen und ihr dann nachträglich die Salze zusetzen. Dies habe ich auch anfänglich gethan und so die Menge der Salze für die bestimmte Sorte

Digitized by Google

fallen wird, und dass sie auch in der Anwendung umständlicher ist als das Paracarmin, weil ja die Objekte sowohl vorher als auch nachher in Alkohol von 50% müssen. Übrigens wird man leicht ersehen, dass man es im Wesentlichen mit einem Paracarmin zu thun hat, welches nur noch Fett und sonstige aus der Cochenille ausgezogene Stoffe enthält, also zum Absetzen neigt. Aus allen diesen Gründen darf also die modificirte Tinctur gegenüber dem Paracarmin nur als Nothbehelf gelten.

Zum Schlusse möchte ich noch einiges Neue über Hämateïn[1] bringen und daran allgemeine Betrachtungen knüpfen, die sich auf das Färben thierischer Gewebe, speciell deren Kerne überhaupt beziehen. Im vergangenen Jahre habe ich (s. oben pag. 172) als einzige Bezugsquelle für den reinen Farbstoff die Firma R. Geigy & Comp. in Basel angegeben: inzwischen hat aber nun auch E. Merck in Darmstadt ein mich in jeder Beziehung befriedigendes Hämateïn-Ammoniak dargestellt, was ich hier gern erwähne. Hoffentlich gelangen die Chemiker auch über das Hämateïn bald völlig ins Klare, und wir somit leichter zu constanten Präparaten.

Mit dem Hämalaun, und namentlich dem sauren, bin ich bisher stets zufrieden gewesen; so auch fast alle Herren, die es auf meinen Wunsch gebraucht haben. Ein geringer Absatz bildet sich übrigens in den Flaschen auch trotz der Gegenwart der Essigsäure. Das Hämacalcium hält sich leider bei Weitem nicht so gut, wie

---

Cochenille empirisch ermittelt. Nur ist dies ein weiterer Weg und macht noch eine zweite Filtrirung nothwendig. Die obige Vorschrift bezweckt übrigens gar nicht, die Cochenille völlig zu erschöpfen, aber das ist ja auch bei dem niedrigen Preise derselben nicht nöthig.

[1] In der allerjüngsten Zeit sind über Hämateïn noch 2 Publicationen erschienen: die von Martinotti (s. oben pag. 483 Anm. 1) erkennt meine früheren Angaben als richtig an und macht mich nur darauf aufmerksam, dass ich meinerseits den älteren Martinotti nicht citirt habe. Man wird dies aber wohl verzeihlich finden, wenn man erfährt, dass der Titel der betreffenden Arbeit lautet: Il timolo nella tecnica microscopica. Die andere ist von P. G. Unna (Über die Reifung unserer Farbstoffe. in: Zeit. Wiss. Mikr. 8. Bd. 1892 pag. 475 ff. 2. Hämatoxylin pag. 483—487, aber noch nicht bis zu Ende erschienen), berücksichtigt die meinige nicht und bietet ihr gegenüber Neues nur in so fern, als sie »reifes« Böhmer'sches Hämatoxylin durch Schwefel vor der weiteren Oxydation (»Überreife«) bewahren lehrt, was ja unter Umständen seine Vortheile haben mag, und dass sie umgekehrt die Oxydation des Hämatoxylins zu Hämateïn mit eigens neutralisirtem Wasserstoffsuperoxyd ausführt, was ich früher auch gethan, aber als zu umständlich wieder verworfen habe.

Digitized by Google

ich geglaubt habe, sondern schlägt nach Blau um und setzt ziemlich stark ab. Es giebt aber ein einfaches Mittel dagegen: man bereite sich die Lösung in zwei Flaschen derart, dass jede die Hälfte des Alkohols und der Säure enthält und außerdem die eine alles Chlorcalcium, die andere alles Hämateïn und alles Chloraluminium. Beim Gebrauch nimmt man dann aus beiden Flaschen gleiche Mengen. Ich habe diese Lösungen seit Mitte November 1891 stehen: sie riechen zwar beide stark nach Essigäther, sind aber sonst noch so gut wie zu Anfang[1].

Ganz allgemein aber habe ich für Hämacalcium Folgendes gefunden. In ihm befindet sich die Verbindung Hämateïn-Thonerde gewissermaßen im labilen Gleichgewicht und schlägt sich auf jedem hineingebrachten Gegenstand nieder, sobald dieser nur im geringsten dazu Anlass giebt, also z. B. mit Salzen beladen ist. In Folge davon kann auch der Farbstoff kaum in die Tiefe des Objectes dringen, sondern hält sich auf der Oberfläche. Sobald man jedoch entweder die Lösung saurer macht oder den Gegenstand vorher einige Zeit in angesäuertem Alkohol hat verweilen lassen, geht die Färbung sehr schön von statten, und man braucht dann auch nicht sauer auszuwaschen. Dieser kleine Kunstgriff ist sehr zu empfehlen.

Viele von meinen Versuchen mit Carmin und Hämateïn habe ich an niederen Seethieren angestellt, die ja meist umfangreiche Hohlräume im Inneren des Körpers haben. Färbt man nun mit starken Lösungen, so ergeben sich große Schwierigkeiten beim Bemühen, aus den Höhlungen die Lösung lediglich durch Auswaschen ohne mechanische Eingriffe (Auspressen, Öffnen der Höh-

[1] Bereits 1882 hat RANVIER ein neues Hämatoxylin (»Hématoxyline nouvelle«) beschrieben und es auch in der 2. Auflage seines Traité technique d'histologie (Paris 1888) auf pag. 91 sehr gerühmt. Er nimmt den Absatz aus den Flaschen mit alter BÖHMER'schen Lösung (»H. vieille«), wäscht ihn mit Wasser und löst ihn von Neuem in 1%igem Alaunwasser. Neuerdings hat nun CH. CONTEJEAN (in: Bull. Soc. Philomath. Paris (8) Tome 3 1891 pag. 117) die etwas seltsame Vorschrift in ein reinliches System gebracht, um diesen »précieux réactif colorant« ja unter allen Umständen sicher zu gewinnen. (Man möge aber hierüber das Original nachlesen.) Sie läuft darauf hinaus, aus der BÖHMER'schen Lösung durch Barytwasser den ganzen Farbstoff zu fällen und nach etlichen umständlichen Cautelen ihn wieder in Alaun hinein zu schaffen. Es scheint mir, dies kann man mit Hämateïn bequemer haben! — RANVIER giebt pag. 92 eigens an, Präparate mit irgend einem Hämatoxylin gefärbt seien in Glycerin nicht haltbar. Für mein Hämalaun gilt dies nicht, falls nicht etwa das Glycerin sauer ist.

Digitized by Google

lungen etc.) zu entfernen. Denn so gut die wässerigen oder alkoholischen Farben eindringen, so schwer weichen sie hinterher dem reinen Wasser oder Alkohol und werden daher leicht durch die späteren Proceduren an Ort und Stelle ausgefällt. Ich habe auf alle mögliche Weise versucht, kräftige Diffusionsströme zu erzeugen, aber es ist mir nicht gelungen. Mithin empfehlen sich für solche Thiere, z. B. die Salpen, schwache Lösungen, die man entsprechend länger einwirken lässt. Dabei ist aber zu beachten, dass häufig bereits durch die Verdünnung der starken Tinctur, z. B. des Paracarmins, mit Alkohol ein Niederschlag entsteht und zwar nicht etwa sofort, sondern erst über Nacht; noch leichter kommt dies vor, wenn das Object selber nicht ganz reinlich ist. Es empfiehlt sich daher, die dünnen Lösungen in allen irgendwie zweifelhaften Fällen ganz schwach anzusäuern; alsdann bekommt man sicher sehr distincte Färbungen[1]. Andererseits nehme man zum Durchfärben compacter Gewebe, die geschnitten werden sollen, nie dünne Lösungen, weil diese ja vergleichsweise weniger saure Salze resp. Säuren enthalten und daher leicht im Inneren des Objectes Niederschläge veranlassen; die Consequenz von dieser Regel ist natürlich die, dass man oft sehr lange auswaschen muss.

Ich kann auch diese kleine Arbeit nicht abschließen, ohne meiner Überzeugung davon Ausdruck zu geben, dass unsere gesammte Färberei lediglich auf chemischen Umsetzungen der Farbstoffe mit Bestandtheilen der thierischen oder pflanzlichen Gewebe beruht. Für das Hämateïn habe ich dies bereits vor einiger Zeit (s. meine frühere Mittheilung darüber, oben pag. 184) geäußert, und was ich seitdem vom Carmin, genauer der Carminsäure, selber gesehen habe, bestärkt mich nur in dieser Ansicht[2]. Der entgegengesetzten Meinung lege ich desswegen nicht viel Gewicht bei, weil sie — so weit die Farbchemiker und die Farbtechniker in Frage kommen — von Leuten ausgesprochen wird, welche die complicirte Structur der thierischen und pflanzlichen

[1] Wenn Lee pag. 78 sagt, Objecte, die mit Carmin gefärbt werden sollen, dürfen nicht sauer reagiren, so gilt für Paracarmin und Carmalaun gerade das Gegentheil: sie dürfen nicht alkalisch sein. Für Hämacalcium gilt dasselbe, vgl. oben pag. 500.

[2] Fol scheint zwar auf meiner Seite zu stehen. Wenn er indessen pag. 189 gesperrt drucken lässt: »der färbbare Theil des Zellenkernes verhält sich im Allgemeinen dem an ihn gebundenen Farbstoffe gegenüber wie ein schwach alkalischer Körper«, so ist das ein Irrthum, der sich daraus erklärt, dass Fol sowohl das Alaun- als auch das Böhmer'sche Hämatoxylin für neutral reagirende Lösungen hält.

Digitized by Google

Faser nicht genügend zu kennen scheinen, jedenfalls aber sie außer Acht lassen und die Faser wie ein in sich gleichmäßiges Ding behandeln, etwa wie einen Metalldrath. Erfreulicher Weise gewinnt aber neuerdings auch bei den Farbchemikern die richtige Ansicht mehr und mehr an Boden. Dass andererseits die Histologen, wenn sie überhaupt auf theoretische Erörterungen eingehen, so gern von Oberflächenattraction etc. sprechen, hat seinen Grund theilweise darin, dass ihnen die Chemie meist herzlich fremd ist, und theilweise darin, dass sie die Ansichten der Farbtechniker ohne Weiteres angenommen und auf ihre Objecte übertragen haben. Dabei vergessen sie eben, dass die technische Färberei von der histologischen, speciell von der Kernfärberei, doch recht verschieden ist: bei jener soll das Gewebe ganz und gar gefärbt werden; daher schlägt man denn auch den Farbstoff ich möchte sagen gewaltsam darin nieder. Bei der histologischen dagegen soll nicht das ganze Gewebe, sondern nur ein bestimmter Bestandtheil desselben gefärbt werden, und dieser fixirt gewissermaßen aus eigenem Antriebe die Farbe (oder bildet sie wohl erst gar), wenn man sie ihm in der richtigen Lösung darbietet. Ein gutes Kernfärbemittel (z. B. das Alauncarmin) also färbt nur die Kerne intensiv und lässt die übrigen Bestandtheile der Zelle ungefärbt, so dass für das Auswaschen nur Wasser nöthig ist. Nur wenn man darauf ausgeht, nicht den Kern allein, sondern auch andere Theile der Zelle oder wohl nur diese zu färben, nähert man sich in der Mikrotechnik in etwas den Methoden der Färber und muss dann auch wohl zu den sogenannten Beizen greifen, d. h. das Objekt erst zur Annahme der gewünschten Farbe vorbereiten (vgl. oben pag. 481 Anm. 2).

Was speciell die Kerne anlangt, um deren Färbung es sich mir fast ausschließlich handelt, so habe ich schon bei einer andern Gelegenheit (pag. 184 ff.) die Ansicht entwickelt, ihre Färbbarkeit beruhe nicht direct auf der Anwesenheit des sog. Chromatins, sondern auf der gewisser Salze, und es möge sich vielleicht mit dem Chromatin ähnlich verhalten wie »mit dem Chlorophyllkorn, das auch ohne sein Grün existiren kann«. Was ich über die Wirkung des Carmalauns und Paracarmins ermittelt habe, bestärkt mich darin, hat mich aber leider nicht weiter geführt. Nun ist neuerdings von Robert Schneider[1] der Nachweis gebracht worden, dass wenigstens bei man-

[1] So besonders bei *Proteus;* s. Schneider, Neue histologische Untersuchungen etc. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin f. 1890 pag. 887 ff.

Digitized by Google

chen Thieren Eisen in nicht unbeträchtlichen Mengen ein normaler Bestandtheil der Kerne ist, und unabhängig von ihm behauptet dies auch MACALLUM[1]. Es besteht also die Hoffnung, dass man mit der Zeit auch die anderen normalen Salze der Kerne kennen lernen wird. Einstweilen freilich lassen die neuen Untersuchungen von AUERBACH[2], der im sogenannten Chromatin zwei Substanzen unterscheiden lehrt, die sich nicht nur gegen Farbstoffe, sondern auch gegen Chlornatrium, chromsaures Ammoniak und Sublimat verschieden verhalten, die Frage nur noch verwickelter erscheinen.

Man könnte sich darüber wundern, dass ich die obigen Muthmaßungen lediglich auf das Verhalten der Gewebe gegen Thonerde + Hämateïn oder Carminsäure gründe und nicht auch die Theerfarbstoffe heranziehe. Letztere seien ja chemisch viel genauer bekannt als erstere, von denen bisher nur eine summarische Formel aufgestellt sei; außerdem lasse man sie ohne Zusätze, d. h. bloß im Wasser oder Alkohol etc. gelöst, auf die Gewebe einwirken. Indessen ist dies Alles doch nur Schein: nicht nur die Einfachheit der Reaction zwischen Farbstoff und Gewebe, sondern auch die genaue Kenntnis der Farbstoffe selber. Denn erstens ist man gerade bei den besten Theerfarben auf den Bezug aus bestimmten Fabriken angewiesen, was also zeigt, dass absolut reine Stoffe nicht leichter zu haben sind als auch z. B. das Hämateïn; zweitens hilft einstweilen wenigstens die Kenntnis der Structurformeln der Farbstoffe uns gar nicht weiter; und drittens hat erst jüngst UNNA (l. c. pag. 477 ff.) gezeigt, wie complicirt die Färbungen mit Methylenblau verlaufen können, und welche Manipulationen man vornehmen muss, um z. B. mit Sicherheit die Körner in den Mastzellen roth gefärbt zu erhalten.

Diese Überlegungen sprechen doch nicht dafür, dass wir in der Erkenntnis des Wesens der Tinctionen durch Versuche mit Theerfarben besonders leicht gefördert werden können.

Endlich möchte ich nochmals darauf aufmerksam machen, dass beim Färben der Kerne mit Hämatoxylin und Carmin nach den gewöhnlichen Methoden nicht die genannten Stoffe allein die Farbe

---

[1] A. B. MACALLUM, On the Demonstration of the Presence of Iron in Chromatin by Micro-chemical Methods. in: Proc. R. Soc. London Vol. 49 1891 pag. 488—489. Er hat es in den Kernen von Pflanzenzellen gefunden und in den thierischen nirgend vermisst.

[2] L. AUERBACH, Zur Kenntnis der thierischen Zellen. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin f. 1890 p. 735 ff.

Digitized by Google

hervorbringen, sondern dass stets Thonerde dabei nöthig ist[1]. Wir haben es immer zu thun mit Hämateïn und Thonerde oder Carminsäure und Thonerde, nebenbei können auch noch andere Stoffe, z. B. Kalk eine Rolle spielen. Man sollte also nicht mehr von einer Färbung mit Hämatoxylin reden, wenn man die Lösungen von Böhmer, Delafield etc. benutzt, sondern sagen: gefärbt mit Hämateïn-Thonerde nach Böhmer etc. Geradezu falsch aber ist es, wenn man behauptet, man habe Thieren carminsaures Ammoniak injicirt. Thäte man dies, so würde man wohl andere Resultate über die Excretionsorgane erhalten, als jetzt, wo man eine Lösung von Carmin in Ammoniak einführt, die ja Kalk und Thonerde enthält.

Neapel, im Mai 1892.

[1] Eisen allein kann die Bindung der Farbstoffe an den Kern nicht in den Farbentönen bewirken, in welchen sie thatsächlich erfolgt. Thonerde muss stets mit ausgefällt werden.

Digitized by Google

Zur Kenntnis von Coccus cacti.

Von

Paul Mayer.

Mit Tafel 32.

Lebende Cochenille ist bisher, so viel mir bekannt, erst von einem einzigen neueren Autor anatomisch untersucht worden, nämlich von CLAUS[1]; und auch seine kurze Mittheilung darüber scheint ziemlich in Vergessenheit gerathen zu sein, wenigstens benutzen sie weder BLANCHARD[2] in seiner sonst verdienstlichen Zusammenstellung, noch TASCHENBERG[3]. Nun bot sich mir durch die Güte von CAMILLE VIGUIER, dem Director der Zoologischen Station in Algier, die Gelegenheit zum Studium lebenden Materiales[4],

[1] C. CLAUS, Zur Kenntnis von *Coccus cacti*. in: Würzburger Nat. Zeit. 1. Bd. 1860 pag. 150—154.

[2] RAPH. BLANCHARD, Les Coccidés utiles. in: Bull. Soc. Z. France 8. Vol. 1883 pag. 217 ff. Speciell über *Coccus cacti* pag. 281—302.

[3] E. L. TASCHENBERG, Die Insecten, Tausendfüßler und Spinnen. in: BREHM's Thierleben 2. Aufl. 4. Abth. 1. Bd. Leipzig 1880. *Coccus cacti* pag. 576—578.

[4] Die Thiere stammen aus dem »Jardin d'essai« in Algier; aus derselben Quelle bezog auch M. BÜSGEN in Jena vor einiger Zeit sein Material und machte mich freundlichst auf sie aufmerksam. Ich erhielt die Colonien im December 1891 und habe sie lebend bis zum März gehalten; sie waren den Winter über in einem bei Tage geheizten Zimmer. Da aber die Opuntie, auf welcher sie saßen, allmählich abstarb, und ein Versuch zur Übertragung auf eine hiesige Opuntie missglückte, so musste ich leider die Weiterzucht aufgeben.

Digitized by Google

so dass ich im Stande bin, unsere Kenntnis der in mancher Beziehung interessanten Schildlaus in einigen Punkten zu erweitern. Es liegt mir aber fern, hier eine erschöpfende Darstellung geben zu wollen.

Eine charakteristische Abbildung einer Colonie von *Coccus cacti* auf ihrer Nährpflanze findet sich bei BLANCHARD auf pag. 293; sie ist dem Werke von E. BLANCHARD über die Insekten entlehnt. Die Abbildung in BREHM hingegen kann ich nicht als gut bezeichnen[1]. Nach BLANCHARD scheinen die Entomologen darüber im Unklaren zu sein, ob die Weibchen lebendige Junge gebären oder Eier legen. Ich finde, beide Ansichten sind berechtigt: die Embryonen entwickeln sich im Mutterleibe völlig, werden aber mit der Eischale geboren und verlassen diese sowie die 1. Larvenhaut kurze Zeit darauf; später kriechen sie munter umher und machen auf ihrer Nährpflanze weite Wege, bevor sie sich festsetzen. Bei der Häutung wird die alte Haut von vorn nach hinten abgestreift. Die Larven der Männchen stecken, wie bekannt, in einem Sack, der wie gesponnen aussieht; hierüber unten pag. 513 Näheres.

In erster Linie dürfte bei der Cochenille die Frage nach dem Sitze des Farbstoffes (des carminsauren Alkalis) von Bedeutung sein. Diese hat bereits CLAUS in beinahe zutreffender Weise beantwortet, so dass ich nur wenig zu ergänzen habe. Er sagt, der »aus dem geöffneten Körper hervorquellende Saft verdankt seine Färbung großen Theils dem mit Carmin gefüllten Fettkörper, dessen Zellen nicht zu größeren lappenförmigen Massen vereinigt, sondern isolirt in der klaren Flüssigkeit des Blutes suspendirt sind«. Das ist nur in so fern nicht richtig, als der Fettkörper doch wie auch sonst bei Insecten allerlei Lappen bildet (Taf. 32 Fig. 1 und 2 *c.ad*). Die Zellen des Fettkörpers zeigen nach CLAUS einen deutlichen Kern, die »Carmin-

[1] Auch folgende Stelle des Textes passt absolut nicht zu meinen Erfahrungen: »Das Weibchen bettet seine Eier in dieselben [die weißen Ausschwitzungen] und lässt sie von ihnen allein beschützen, indem es selbst den Schnabel aus dem Stengel herauszieht und dann todt zur Erde fällt. Nach acht Tagen schlüpfen die Jungen aus und sehen der Mutter ähnlich . . . . .« Leider nennt TASCHENBERG seinen Gewährsmann nicht. Entweder also verhält sich die Cochenille nach Jahreszeit und Ort verschieden oder es giebt mehr als nur eine Art. Mir fehlt zur Erörterung dieser Frage die Litteratur. — Gut zur Abbildung im BREHM würde folgende Notiz von C. LIEBERMANN (Über Coccerin aus lebender Cochenille. in: Ber. D. Chem. Ges. Berlin 19. Jahrg. 1886 pag. 328) stimmen: Der Cactus ist »auf den ersten Blick wie von dichten Schimmelvegetationen bedeckt, unter denen man erst bei genauerer Betrachtung die gleichfalls vollständig weiß überzogenen« Weibchen wahrnimmt.

tropfen sind membranlos von verschiedener Größe und Intensität der Färbung; die größeren besitzen einen centralen scharf umschriebenen Kern, der . . . nichts als die concentrirte Schicht darstellt und in Wasser eben so wie der hellere peripherische Saum allmählich zerfließt.« Auch dies ist nahezu richtig, nur möchte ich hervorheben, dass in jeder Zelle des Fettkörpers dicht um den centralen Zellkern herum lediglich kleinere farblose Bläschen liegen, während die größeren rothen die Peripherie einnehmen[1]. Zerzupft man ein Weibchen in Wasser mit etwas Chlorcalcium, so wird natürlich aus dem rothen carminsauren Alkali[2] das grau-grüne Kalksalz, indessen widerstehen manche Tröpfchen der Umfärbung sehr lang, ohne dass ich dafür irgend einen Grund habe auffinden können. Sie geben übrigens nicht nur diese, sondern auch die übrigen Reactionen auf Carminsäure, färben sich also mit Alaun mehr violett etc.

Ferner liegen die rothen Tröpfchen auch im Dotter der bald reifen Eier sowie in dem der Embryonen; dies meldet Claus gleichfalls. Bei den eben geborenen Larven ist die Farbe nicht nur im Rumpfe, sondern auch in den Beinen vorhanden, aber ebenfalls wohl ausschließlich im Fettkörper. Letzterer ist bei den Männchen wenigstens eben so umfangreich wie bei den Weibchen, aber er enthält vergleichsweise nur seltene rothe Tröpfchen, wodurch denn auch die hellere Färbung der ♂ sich genügend erklärt.

Abgesehen vom Fettkörper und Dotter ist kein einziges Organ roth gefärbt, also namentlich auch nicht Haut, Darm, Speicheldrüsen, Nierenschläuche und Blut[3]. Eben so wenig ist es

---

[1] Die »Kerne«, richtiger Krystalloide im Innern der Bläschen (nicht alle haben sie) lösen sich nicht in Wasser, wohl aber nicht nur in Alkalien, sondern auch in Säuren, sogar in warmer Lösung von Pikrinsäure, eben so in kalter Essigsäure. Jod färbt sie nicht, Pikrinsäure eben so wenig; die Reaction auf Murexid ist mir nicht gelungen. Was sie eigentlich sind, ist mir ganz unklar, zumal sie allen Lösungsmitteln für Fette (sogar heißem Benzol) widerstehen, daher auch in den Schnitten noch stets zu finden sind. Sie brechen das Licht ungemein stark doppelt; manchmal haben sie scharfe Ecken, meist jedoch sind sie rundlich. Im Dotter selbst fast ganz reifer Embryonen sind sie noch nicht vorhanden, wohl dagegen schon in den Jungen, wo sie z. B. in den Fettkörperlappen der Beine und Antennen auch am unverletzten Thiere wegen ihrer Doppelbrechung leicht zu finden sind. Auch die Männchen haben sie sehr reichlich.

[2] Vgl. hierüber meine Angaben in dieser Zeitschrift 10. Bd. pag. 495 u. 496, wo ich die Cochenille in chemischer Beziehung besprochen habe.

[3] Öffnet man die Thiere unter Wasser, so färben sich freilich die genannten Theile alle ziemlich rasch diffus roth; aber sowohl in Pikrinschwefelsäure als

Digitized by Google

der Inhalt des Darmes (er besteht immer nur aus Flüssigkeit, wie ja bei der Lebensweise nicht anders zu erwarten ist), und es ist daher vollkommen richtig, wenn man die Carminsäure ein Product des Thieres selber sein lässt[1]. Ich muss dies auch gegenüber BÜSGEN aufrecht erhalten, der in seiner hübschen Arbeit über den Honigthau (in: Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd. 1891 pag. 339 ff.) auf pag. 392 sagt, Schnitte durch den Stengel einer Opuntia aus Algier färben sich, wenn sie einige Tage in einer feuchten Kammer liegen, »als ob sie zum Zweck der Kernfärbung mit einer Carminlösung behandelt worden wären«. Er vermuthet, der rothe Farbstoff bilde sich vielleicht durch Oxydation aus einer farblosen Substanz, und falls er identisch mit Carmin sei, so könne man dieses am Ende direct aus der Pflanze gewinnen. Allerdings werde es wohl immer am vortheilhaftesten bleiben, die Farbe aus der Opuntie durch das Insect erzeugen zu lassen. Den Versuch habe ich wiederholt und auch die Färbung — allerdings eine mehr diffuse — erzielt; nur handelt es sich dabei bestimmt weder um Carmin noch auch um Carminsäure (die Reaktionen darauf schlugen alle fehl), sondern um irgend einen andern rothen Farbstoff, wie es deren im Pflanzenreiche ja so viele giebt.

Trotz vieler Mühe ist es mir nicht gelungen, in unversehrten Thieren das Pigment an Ort und Stelle zu fixiren, um es auf Schnitten genauer studiren zu können. Weder heißes Wasser noch heißer Alkohol noch Alkohol und Äther tödteten und härteten auch nur die jüngeren Exemplare so rasch, dass nicht ein wenig carminsaures Alkali sich gelöst und in den Kernen auch der sonst ungefärbten Organe niedergeschlagen hätte[2]; dabei war der Ton je nach dem Gewebe etwas verschieden, und speciell in den Malpighischen Gefäßen, die frisch voll von Krystallen sind, fanden sich Haufen grüngrauer Körnchen vor, so dass die Krystalle vielleicht ein Kalksalz sind. Andererseits trat bei der vergleichsweise doch raschen Conservirung nie reine Kernfärbung ein. Mit Chlorcalcium (in Alkohol) ließ sich zwar die Carminsäure als carminsaurer Kalk ausfällen, aber der Niederschlag lag stets nur dicht unter dem Chitin, weiter nach innen war bloß der Alkohol gedrungen.

---

auch — was noch besser ist — in einer Lösung von Chlorcalcium geschieht dies nicht. Nur so kann man vollkommene Sicherheit gewinnen.

[1] Genaueres ist freilich über diesen Punkt nicht zu sagen; keinerlei gefärbte Vorstufe der Carminsäure ist im Thiere zu erblicken.

[2] Die Figuren 1, 2 und 5 sind nach solchen Präparaten gezeichnet.

Digitized by Google

Während die Bedeutung der rothen Farbe für die Öconomie des *Coccus* zur Zeit noch völlig räthselhaft ist, sind wir über die Rolle des Wachses genauer unterrichtet. Schon WITLACZIL[1] spricht die Ansicht aus, die kleinen flockigen Fäden dienten bei den Aphiden und Psylliden zur Umhüllung der Excremente, damit der Körper mit ihnen nicht beschmutzt werde. Dies gilt auch für die Cochenille, wenigstens so weit die ganz kurzen krummen Fäden (Fig. 9 unten) in Betracht kommen, die bereits CLAUS richtig beschrieben und als Producte der Wachszellen erkannt hat. Aus dem After treten nämlich die Excremente flüssig hervor und werden dann gleich vom Wachs derart eingehüllt, dass sie in oft mächtigen (blassrothen) Tropfen dort so lange schweben bleiben, bis sie eingedunstet sind. Die Wachsdrüsen (Fig. 1 *gl.c*) sind denn auch um den After herum besonders zahlreich.

Über die Art, wie das Wachs oder, um mit LIEBERMANN[2] zu reden, das Coccerin aus dem Körper ins Freie gelangt, habe ich specielleren Aufschluss zu gewinnen gesucht, weil diese Frage, wie mir scheint, noch ganz allgemein bei den Insecten zu beantworten ist. So weit ich die neuere Litteratur darüber kenne, wird nur ausnahmsweise klar ausgesprochen, ob die Wachsdrüsen und Wachshaare Öffnungen haben oder nicht, ob also das Product frei austreten kann oder erst in flüssiger Form durch das Chitin hindurch muss. Bei den älteren Autoren ist meist der Ausdruck »Ausschwitzen« gebräuchlich, ohne dass aber näher gesagt würde, wie man sich den Vorgang zu denken habe. Selbst bei dem Hauptlieferanten für Wachs, der Honigbiene, scheint dieser noch nicht genau erkannt zu sein, wenigstens lauten die Angaben auch bei Autoritäten ersten Ranges durchaus nicht gleich, wie die Citate in der Anmerkung[3] beweisen.

---

[1] E. WITLACZIL, Zur Anatomie der Aphiden. in: Arb. Z. Inst. Wien 4. Bd. 1882 pag. 397 ff. Wachsdrüsen pag. 409. — Derselbe, Die Anatomie der Psylliden. in: Zeit. Wiss. Z. 42. Bd. 1885 pag. 569 ff. Wachsdrüsen pag. 583.

[2] C. LIEBERMANN, Über das Wachs und die Fette der Cochenille. in: Ber. d. Chem. Ges. Berlin 18. Jahrg. 1885 pag. 1975—1983. Das Coccerin ist auch in Äther und Alkohol fast unlöslich, leicht dagegen in siedendem Benzol. Es schmilzt bei 106°.

[3] So hat CLAUS (Grundzüge der Zoologie 4. Aufl. 1. Bd. 1880 pag. 699) folgende Notiz: »Lang gestreckte, als Wachsdrüsen zu bezeichnende Organe, welche gruppenweise unter warzigen Erhöhungen der Haut zusammenliegen, secerniren weißliche Fäden und Flocken . . . (Pflanzenläuse, Cicaden etc.). Bei den Bienen sind es cylindrische Drüsenzellen, welche als lamellöser Belag den Vorderplatten der Bauchschienen anliegen und durch dieses »Wachshäutchen« hindurch die zarten Wachsplättchen ausscheiden«. GEGENBAUR (Grundzüge

Digitized by Google

Ich selber habe lange Zeit nicht recht an die Durchlässigkeit des Chitins für Wachs in flüssiger Form oder im Status nascendi glauben wollen, habe mich aber durch Autopsie davon überzeugt, dass thatsächlich bei *Apis* keine eigenen Wachsdrüsen mit Poren vorhanden sind, sondern dass an den betreffenden Stellen der Bauchwand die sonst ganz niedrige Hypodermis sehr dick ist (Fig. 4 *e* und Fig. 4 *A*) und aus Zellen in Form sechsseitiger Prismen besteht, sowie dass das Chitin absolut keine Poren besitzt[1]. Mithin muss hier die Materie, welche später zu festem Wachs wird, geradezu durch die Substanz des durchaus nicht etwa besonders dünnen Chitins hin-

---

der vergleichenden Anatomie 2. Aufl. 1870 pag. 357) sagt von *Apis*: »Polygonale Felder tragen die Öffnungen .... feiner Porenkanäle, in welche .... dicht an einander gereihte cylindrische Drüsenzellen ausmünden. Diese bilden das »Wachsorgan«, über welchem eine Fettschicht sich ausbreitet«. LEUCKART äußert in seiner Anatomie der Biene, die sich ausdrücklich nicht nur an Bienenzüchter, sondern auch an Zoologen wendet (Cassel und Berlin 1885 26 pagg. Taf.), auf pag. 6 vom Wachs nur, dass die Arbeiter es »in besonderen taschenförmigen Vertiefungen an der Bauchfläche der Hinterleibsringe ausschwitzen«. Am klarsten drückt sich noch SIEBOLD aus; er lässt im Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere (Berlin 1848 pag. 631) das Wachs sich »zwischen den dachziegelförmig über einander liegenden Bauchschienen des Hinterleibes bilden«, hat aber in dieser Gegend keine besonderen Drüsen finden können und nimmt daher an, dass es sich »auf der äußeren Oberfläche der zarten Verbindungshäute der Bauchschienen durch einen Durchschwitzungsprocess von innen her ansammle«. Eine gute Abbildung habe ich nirgends angetroffen.

[1] Erst ganz zuletzt ist mir die kleine Schrift von CLAUS über die »wachsbereitenden Hautdrüsen der Insekten« (in: Sitz. Ber. Ges. Naturw. Marburg 1867 N. 8 pag. 65—72) zugänglich geworden, deren Resultate ich im Allgemeinen als richtig anerkenne. Speciell von der Biene heißt es darin am Schlusse, die »wachsbildenden Drüsenzellen sind nichts anderes als mächtig entwickelte nach Form und Leistung modificirte Partien der Hypodermis«. Wenn aber CLAUS auf pag. 69 vom Chitin über den Wachszellen sagt, es habe eine »sehr feine (mit Hilfe des HARTNACK'schen Immersionssystemes 9 nachweisbare) dichte Punktirung, welche auf das Vorhandensein unzähliger Porenkanälchen hinweist«, so kann ich nach erneuter Untersuchung dieser Behauptung selbst in ihrer sehr vorsichtigen Form nicht beipflichten. Zwar ist das Chitin bei Betrachtung von der Fläche nicht völlig homogen, aber eben so wenig zeigt sich auch mit den besten neueren Linsen irgend etwas, was sich mit Gewissheit als Porenkanal ansprechen ließe. Denn eine Punktirung von der Feinheit, wie sie dort vorhanden ist, kann mindestens eben so gut der optische Ausdruck von äußerst geringen Erhöhungen oder Vertiefungen sein, zumal sie ähnlich auch dem Chitin der benachbarten Theile, welche nicht zum Durchlass des Wachses dienen, eigen ist. Auf Schnitten aber, auch auf solchen von nur 3 μ, kann ich, selbst wenn sie in Wasser liegen, durchaus keine Streifen senkrecht zur Fläche des Chitins wahrnehmen. Ich muss also die Existenz von Porenkanälen bestreiten.

Digitized by Google

durch[1] und lagert sich dann außen auf ihm als ziemlich dicke Schicht ab. Was aber der Biene möglich ist, sollten auch andere Insecten können. Bei den Cocciden nun haben wir zweierlei Orte zum Austritt für das Wachs: die Wachshaare für die langen Fäden, und für die kurzen gekrümmten Fädchen die Wachsporen. Die Wachshaare[2] sind abgestumpfte Kegel, welche an der Basis mit einem Gelenk, richtiger wohl mit einem dünnen Ring der Haut aufsitzen (Fig. 7 und 9). Sie sind ganz bestimmt an der Spitze geschlossen, und auch im Ringe giebt es keine Öffnungen. Der hohle Wachsfaden lässt sich mit geeigneten optischen Mitteln (z. B. mit polarisirtem Lichte, wenn das Thier sich in Glycerin befindet) deutlich bis zum Ring verfolgen (Fig. 9), so dass der Schluss nahe genug liegt, das Wachs trete hier aus, also wiederum durch eine Membran ohne sichtbare Poren. Andererseits ragen die sogenannten Wachsporen kaum hervor. Sie stehen, wie Claus richtig bemerkt, in wechselnder

[1] Neuerdings hat G. Carlet in einer meisterhaft unklaren Darstellung (Sur les organes sécréteurs et la sécretion de la cire chez l'Abeille. in: Compt. Rend. Tome 110 1890 pag. 361—363) ebenfalls den Durchtritt des Wachses durch das Chitin behauptet. Er will es sogar auf der Wanderung durch das Chitin angetroffen haben, indessen sind seine Angaben nicht nurohne Commentar kaum zu verstehen, sondern beruhen auch auf falscher Deutung des Gesehenen: er bringt das Chitin erst in Terpentinöl, dann in Benzin und aus diesem direkt in Glycerin; die Tröpfchen, welche er dann nach einiger Zeit aus dem Chitin kommen sieht, sind für ihn Wachs!

[2] Sie und die Wachsporen hat schon A. Targioni-Tozzetti auf seiner Taf. 2 ziemlich getreu abgebildet (Studie sulle Cocciniglie. in: Mem. Soc. Ital. Sc. N. Milano Tomo 3 No. 3 1867 87 pagg. 7 Tafeln). List schildert in seiner »Monographie« von *Orthezia cataphracta* Shaw (in: Zeit. Wiss. Z. 45 Bd. 1887 pag. 1 ff.) die Wachshaare sämmtlich als an der Spitze offen; aber wie einige andere Behauptungen in seiner Arbeit, so dürfte auch diese wohl nicht begründet sein. Witlaczil erörtert leider (Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. in: Zeit. Wiss. Z. 43 Bd. 1885 pag. 160) die Wachsdrüsen nur nebenbei, und Oskar Schmidt erwähnt ihrer in seiner recht dürftigen Schrift über die Metamorphose und Anatomie des männlichen *Aspidiotus nerii* (in: Arch. Naturg. 51. Jahrg. 1885 pag. 169 ff.) gar nicht. Für die Psylliden giebt Witlaczil (l. cit. pag. 583 ff. Taf. 21 Fig. 35) zwar im Texte keinen entscheidenden Ausspruch, wohl aber eine recht gute Abbildung. Es walten hier übrigens noch besonders interessante Verhältnisse ob, indessen gehe ich nicht näher darauf ein, weil hierüber eine Mittheilung von H. Ambronn in Leipzig zu erwarten steht.

Falls die obigen Nachweise sich für die Insekten als allgemein gültig ergeben sollten, so würden wachsartige Stoffe aus dem Körper ins Freie gelangen können, ohne dass sich dafür Poren auffinden ließen. Dann aber würden wohl auch manche Haargebilde, die man jetzt eben wegen Mangels an Öffnungen nicht für drüsig, sondern für nervös hält, von Neuem auf ihre Function zu prüfen sein.

Digitized by Google

Zahl zu Gruppen (Fig. 5) vereinigt, sind aber nicht, wie er meint, offen, sondern zweifellos geschlossen, mithin muss auch hier das Wachs thatsächlich durch das Chitin hindurch. Jeder Porus (Fig. 6), der also eigentlich keiner ist, beginnt mit einem Ringwall dickeren, gelberen Chitins, geht nach innen ein Stück trichterförmig zu und endet dann in einer Membran mit gewöhnlich 5 Vorsprüngen (s. auch Fig. 7 und 8). Jedem der letzteren entspricht eine flaschenförmige Wachszelle; in der Regel sind also 5 solche als Gruppe beisammen (Fig. 5) und bilden mit ihren verschmolzenen Hälsen einen gemeinschaftlichen kurzen Ausführgang, der bei allen Thieren ein beträchtliches Stück weicheres Chitin durchsetzen muss, ehe er an die Membran gelangt. Aus jedem Porus können gleichzeitig so viel Wachsfäden hervorragen wie die Membran Vorsprünge hat; man sieht dies aber nur dann deutlich, wenn sie alle voll Luft sind und daher bei durchfallendem Lichte schwarz erscheinen[1]. Wahrscheinlich dringt das Wachs an den (5) Stellen hervor, wo der Hals der Zellen am weitesten nach außen ragt, aber weder kann ich dies bestimmt angeben noch auch vermag ich einzusehn, warum die Fäden hohl werden[2]. Das Object ist eben selbst für die besten Immersionslinsen zu klein und auch sonst zu ungünstig; sogar die exacte Zählung der Wachszellen unter jedem Porus gelingt nur selten. Nur das ist mir sicher, dass nirgendwo Öffnungen zum Austritt vorhanden sind; sie hätten mir

[1] Nach Targioni's Abbildung scheint dies bei *Pulvinaria* ähnlich zu sein. Was er aber bei *Coccus* als einzelne Drüse zeichnet, ist das Conglomerat von Zellen, welches einem Porus entspricht. Er hat freilich keine lebenden Thiere gehabt und daher auch sonst Manches nicht gefunden.

[2] Claus lässt in seiner Arbeit über *Coccus* den Wachsfaden dadurch zu einem Hohlcylinder werden, dass bei seiner Bildung »die aus der Umwandlung der Fetttröpfchen entstandenen körnigen Kügelchen« des Wachses sich der Wandung des Drüsenkanals anlegen. In der späteren Arbeit (1867) bezieht sich Claus für *Coccus* auf seine früheren Angaben, lässt dagegen bei Aphiden (sensu latiori) »sowohl aus der Structur der Wachsfäden, als aus dem Bau der .... Wachsdrüsen es mit Sicherheit hervorgehen, dass es die sehr feinen Öffnungen der zarten Felder sind, aus denen die Wachstheilchen hervortreten«. Indessen sind auch hier die »feinen Porenkanälchen« nur als »zierliche Punktirung der Membran« sichtbar, so dass eine Nachuntersuchung mit den heutigen Linsen und Methoden wohl nicht überflüssig sein dürfte. Von neueren Autoren sagt Witlaczil (Aphiden pag. 408 ff.) unter Berufung auf Claus nur, »die zarten Chitinhäutchen lassen die Wachstheilchen hindurch treten«. *Chermes* producirt bekanntlich ebenfalls Wachs; auch hier begnügt sich Witlaczil (Cocciden pag. 171) unter Verweisung auf Claus mit einigen Notizen, während Dreyfus (Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889 pag. 36 ff.) die Structur der Drüsenausgänge ausführlich beschreibt, aber auch noch glaubt, dass sie vollständig offen sind.

Digitized by Google

auf den Schnitten (bis zu 3 μ herab) nicht entgehen können und sich auch an den ganzen aber passend gefärbten Chitinhäuten verrathen müssen.

In den Wachszellen von *Coccus* hat CLAUS »körnige Kügelchen« gefunden und möchte sie »ihrem Aussehen und ihrem Glanze nach« als Wachs ansprechen. Dem gegenüber betone ich, dass ich weder an frischen noch an gut conservirten Thieren das Coccerin im Innern der Zellen mit optischen Mitteln habe entdecken können, während es doch nach LIEBERMANN sich mit siedendem Benzol bereits aus einem halben Dutzend Weibchen in genügender Menge chemisch rein ausziehen lässt. Von der Biene gilt mir übrigens dasselbe: so deutlich es außerhalb des Körpers als sogen. Wachsplatte ist, so wenig sehe ich es noch im Chitin oder in den Hypodermiszellen.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass beide Arten Wachszellen nichts Anderes sind als Hypodermiszellen, wie das bereits von mehreren Autoren angegeben ist und ja auch für *Apis* zutrifft. Nur sind sie größer und namentlich länger, als die gewöhnlichen Hautzellen. Bei jungen Larven sind die Wachsporen und Wachshaare noch sehr regelmäßig angeordnet, namentlich auf dem Abdomen (jedes Segment hat ganz lateral rechts und links eine Gruppe Poren und 1 oder 2 Wachshaare). Die geraden Fäden können bis 0,5 cm lang werden, ohne merklich gekrümmt zu sein; auf der Oberfläche zeigen sie eigenthümliche Schraubenlinien (Fig. 9).

Bekanntlich machen die Männchen mancher Cocciden ihre Entwicklung in einem Cocon durch, der hinten zur Entfernung der Excremente constant offen ist. Speciell bei *Coccus cacti*[1] besteht er anscheinend nur aus Wachsfäden, und es lässt sich daher auch schlecht einsehen, wie diese doch starren und brüchigen Fäden sich zu einem Gewebe verfilzen können. Indessen hat bereits C. LIEBERMANN (Coccerin aus lebender Cochenille, s. oben pag. 506) angegeben, sie enthielten nur fast $^3/_4$ ihres Gewichts reines Coccerin, »nach dessen Fortnahme durch Benzol nur ein ganz dünnes Netz von den Formen des Cocons zurückblieb«. Ich habe nun eine etwas genauere Untersuchung angestellt und finde, die Wachsfäden (es sind fast lediglich

[1] Wie ich nachträglich erfahre, hat auch schon JOHN QUEKETT die Cocons von *Coccus cacti* beschrieben (Observations on the Structure of the white Filamentous Substance etc. in: Trans. Micr. Soc. Vol. 6 1857 4 pgg. Taf. 1; ich verdanke die Kenntnis davon der Güte von L. DREYFUS). Wenn ich aber die recht unklare Notiz darüber richtig verstehe, so hat er nur die Klebfäden und die langen Wachsfäden gesehen, nicht auch die krummen.

Digitized by Google

die kleinen gebogenen aus den Wachsdrüsen, dazwischen allerdings auch Bruchstücke der langen aus den Wachshaaren) bilden den Cocon nur zum Theil; sie kleben nämlich an langen, sehr zähen Fäden[1] fest. Diese bleiben bei Extrahirung des Cocons mit heißem Benzol zurück, färben sich entweder dann oder auch im unversehrten Cocon mit Hämalaun tiefblau[2] und sind in kalter Kalilauge leicht löslich. In ungleich geringerem Maße produciren auch die Weibchen solche Fäden; namentlich thun es die alten, und man kann, da sie klebrig bleiben, ohne Mühe sie auf mehrere Centimeter ausziehen, wobei sie äußerst dünn werden. Bei den Männchen sind die zugehörigen Drüsen ziemlich über den ganzen Körper zerstreut, bei den alten Weibchen hingegen fast nur um das Hinterende herum angeordnet, was zur Folge hat, dass die abgelegten Eier an den Fäden ankleben.

Die Klebdrüsen, wie ich sie nennen möchte, unterscheiden sich von den Wachsdrüsen gleich auf den ersten Blick durch den enormen Ballen Secretes (Fig. 1 *gl.ag*), der sie ähnlich einer Fettzelle zu unförmlichen Gebilden mit wandständigem Kern aufbläht. Im langen Halse jeder Zelle steckt ein feines, ziemlich langes Chitinrohr, das vom Secretballen aus gewöhnlich nicht in gerader Linie auf den Porus zu führt; es ist desswegen nicht leicht, auf Schnitten Zelle, Rohr und Porus im Zusammenhange anzutreffen. Bei den Männchen

---

[1] Witlaczil sieht in seiner Arbeit über die Cocciden (pag. 158) bei *Leucaspis* ♂ am ganzen Körper äußerst dünne Fäden auftreten, welche »gewellt, gekräuselt oder selbst zickzackförmig gebogen erscheinen«; er nennt sie freilich Wachsfäden, giebt aber nicht an, auf Grund welcher Reaction sie dies sind. Sie werden wohl denen von *Coccus* entsprechen. Auch List hat im Wachspanzer von *Orthezia* (pag. 14) »ein sich verästelndes Geflechtwerk« solcher Fäden bemerkt, weiß aber nicht, woher sie stammen; er lässt sie »eine organische Grundlage für die wachsartige Masse bilden«. Nach Targioni (pag. 21) besteht der Cocon von *Aspidiotus echinocacti* aus »filamenti finissimi e materia amorfa«.

[2] Auch die Wachsfäden lösen sich nicht völlig in Benzol, sondern hinterlassen eine Scheide, die sich mit Hämalaun blau färbt, was die nicht extrahirten Fäden nicht thun. Ähnlich scheint sich das Gespinnst der ♀ von *Lecanium vitis* zu verhalten, von dem ich durch die Güte von G. Jatta Alkoholmaterial zur Verfügung hatte. Auch hier löst sich wie bei *Coccus* das »Wachs« nicht in Äther, wohl aber in Benzol, und es bleibt eine erhebliche Menge Fäden zurück, die sich jedoch in kalter Kalilauge nicht lösen. Man muss übrigens mit Vorsicht aufnehmen, was die Autoren über die Löslichkeit des »Wachses« sagen. Denn bei *Coccus* und *Lecanium* spülen sich die krummen Fäden schon in Alkohol, noch mehr aber in Äther von den Thieren ab, so dass diese nicht mehr wie bestäubt aussehen, aber beim Verdunsten der Flüssigkeit bleiben sie als Fäden zurück, haben sich also nicht auf-, sondern nur abgelöst. Ähnlich mag es sich also auch bei andern Wachsinsecten verhalten.

Digitized by Google

sind die Poren ganz unregelmäßig zerstreut und sehr zahlreich, bei den Weibchen hingegen, wo sie überhaupt seltener sind, treten ihrer in der Regel 1 oder 2 mit einer Anzahl Wachsporen zu einer Porengruppe (Fig. 7 und 8) zusammen.

Über die anderen Organe von *Coccus* darf ich mich kürzer fassen. Vom Darmcanal des Weibchens gebe ich eine Abbildung sowohl in situ als auch aus einander gelegt (Fig. 3); sie zeigt, dass die eigenthümliche Einstülpung eines Theiles des Oesophagus und Mitteldarmes in das Rectum, wie sie bekanntlich bei manchen Cocciden vorkommt, hier nicht existirt. Statt ihrer ist dagegen ein Stück des Mitteldarmes mit dem Enddarme verwachsen oder verklebt, natürlich nur die äußeren Wandungen[1]. Beim Männchen scheint nach SCHMIDT der Darmcanal ganz gerade von vorn nach hinten zu verlaufen; ich finde ihn dagegen bei den männlichen Larven von *Coccus cacti* in eine Schlinge gelegt.

Die Speicheldrüsen finde ich ähnlich wie sie MARK[2] zuerst beschrieben hat und gebe Diesem auch darin Recht, wenn er sich gegen TARGIONI wendet, der sie als Theile des Nervensystems angesehen hatte. Auch die unpaare Speicheldrüse von MARK (l. c. pag. 79) glaube ich wiedergefunden zu haben, allerdings nur auf Schnitten; sie liegt ganz dicht am Schnabel, zwischen diesem und dem Oberschlundganglion.

Die Mundtheile habe ich nicht näher untersucht, mich indessen von der Existenz einer Speichelpumpe[3], wie ich sie zuerst für die

---

[1] Ähnlich verhält es sich, wenn ich LIST recht verstehe, mit dem Darm von *Orthezia*.

[2] E. L. MARK, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Pflanzenläuse, insbesondere der Cocciden. in: Arch. Mikr. Anat. 13. Bd. 1877 pag. 31 ff. Speicheldrüsen pag. 57 ff.

[3] Sie scheint bei den Cocciden überhaupt noch nicht gesehen worden zu sein; LIST sagt pag. 57, er habe sie nicht angetroffen, und WITLACZIL (l. c. pag. 167) beruft sich ausdrücklich auf seine frühere Auseinandersetzung über den »Saugapparat der Phytophthires« (in: Z. Anzeiger 9. Jahrg. 1886 pag. 10 ff.), wo er WEDDE kritisirt und hinzufügt, weder er selber noch auch WEDDE hätten den gemeinschaftlichen Ausführungsgang der Speicheldrüsen gefunden, und nur dort könne doch die »Wanzenspritze« liegen. Man sollte übrigens statt dieses Terminus den älteren und viel bezeichnenderen, nämlich »Speichelpumpe« wieder aufnehmen, den ich 1875 (Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. in: Arch. Anat. Phys. f. 1875 pag. 328 ff.) eingeführt habe. Wenn mich WEDDE (Beiträge zur Kenntnis des Rhynchotenrüssels. in: Arch. Naturg. 51. Jahrg. 1885 pag. 132) sagen lässt, die Speichelpumpe diene auch zur Aufnahme der Nahrung, so ist

Digitized by Google

Heteropteren und einige Homopteren nachgewiesen habe, überzeugt; sie ist, wenn man sie von den Wanzen her kennt, ohne Mühe zu finden und liegt genau so wie dort ganz ventral, hat auch ihren Stempel und den mächtigen Muskel. Die Borsten bei den jungen Thieren sind verhältnismäßig riesig lang und durchziehen, in ihren Borstensack eingehüllt, sogar den ganzen Hinterleib des Thieres.

Von Malpighischen Gefäßen (Fig. 1, 2, 3) sind nur 2 vorhanden. Im frischen Zustande enthalten sie Mengen feiner langer Nadeln, und da (wie schon oben pag. 508 erwähnt) bei Selbstfärbung des Thieres mit dem carminsauren Alkali in den Zellen dunkel graugrüne Tröpfchen auftreten, die Nadeln hingegen verschwunden sind, so mögen letztere wohl ein Kalksalz sein.

Der After liegt bei den Weibchen scheinbar dorsal, die Geschlechtsöffnung fast terminal (Fig. 1 *a* und *vg*). Dies erleichtert den Embryonen, deren ich in alten Thieren von 250 bis über 350 gezählt habe, das Ausschlüpfen. Wie schon Claus richtig bemerkt, ist lebendes Sperma im Receptaculum seminis (dieses liegt in Fig. 2 über den beiden Oviducten *od*) und auch in den Oviducten zwischen den Eiern anzutreffen, und so hat es wirklich den Anschein, als wenn Parthenogenese nicht vorkomme, wie das Brandt und Ratzeburg[1], gestützt auf Versuche von Bouché, zuerst angegeben haben.

Über das Herz der Cocciden schweigen in seltsamer Übereinstimmung sämmtliche neueren Autoren (Claus, Targioni, Mark, Schmidt, Witlaczil) mit Ausnahme von List. Und auch Dieser beschreibt es (pag. 66) ganz unklar und selber nur mit einigem Zweifel, den ich durchaus theile. Bei *Coccus cacti* habe ich weder auf Schnitten noch auch bei Sectionen, noch bei Beobachtung junger lebender Thiere etwas wie ein Rückengefäß wahrgenommen.

Die zwei Paar Stigmen endlich befinden sich, wie schon von Witlaczil angegeben, nur im Thorax; es sind aber mächtige Öffnungen, und die Tracheen sind namentlich bei den alten Weibchen ungemein stark entwickelt.

---

das ein Irrthum, denn ich gebe pag. 325 ausdrücklich an, die »Pumpe dient ausschließlich zur Beförderung des Speichels nach außen ..... für die Aufnahme der Nahrung aber sorgt ..... die Contraction und Expansion des Munddarmes«.

[1] J. F. Brandt & J. T. C. Ratzeburg, Medicinische Zoologie. 2. Bd. Berlin 1833 pag. 221.

Digitized by Google

Die Aufzucht der Männchen bis zum Ausschlüpfen aus dem Cocon ist mir nicht geglückt, und daher kann ich nur wenige Angaben über ihren Bau machen. Die Larven — auch die alten mit Anlagen der Flügel — haben nur 1 Paar Hoden. Auf Schnitten findet man im Fettkörper, an der Grenze desselben gegen die Leibeshöhle, vereinzelt Zellen, die genau so aussehen wie die jungen Eier der Weibchen.

Neapel, im Mai 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 32.

Fig. 4 und 4 *A* beziehen sich auf *Apis mellifica*, die übrigen auf *Coccus cacti*.

Fig. 1. Längsschnitt nahe der Mediane durch ein halbwüchsiges Thier. Die Tracheen sind nicht gezeichnet. In der Haut sind nur die Wachsdrüsen *gl.c* und eine von den Klebdrüsen *gl.ag* angegeben. Der Fettkörper *c.ad* ist schraffirt. *a* After, *ce* Gehirn und Bauchkette, *d.s* Speichelgang, *g* Magen, *i* Darm, *od* Oviduct (links davon das Receptaculum seminis), *oe* Oesophagus, *ov* junge Eier, *ss* Borstensack, *vg* Vagina, *v.m* Malpighisches Gefäß. Vergr. 40.

Fig. 2. Querschnitt etwa in der Mitte des Thieres. Haut wie in Fig. 1. Fettkörper *c. ad* nicht schematisch. *m* Muskel, *tr* Trachee, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1. Vergr. 60.

Fig. 3. Darmcanal und Anfang der Malpighischen Gefäße. Rechts in situ, links entwirrt. *oe* Oesophagus, *r* Rectum, *v. m* Malpighische Gefäße. Vergr. 8.

Fig. 4. Fünf Sternite von *Apis* nach einem wirklichen Längsschnitte (Einbettung in Celloidin) etwas schematisirt. Links in der Figur ist die Außenseite, oben ist vorn. Am hintersten Sternite ist die Wachsschicht *w* und das Epithel *e* gezeichnet, sonst überall nur das Chitin. *sch* sind die Deckschuppen. Vergr. 8.

Fig. 4 *A*. Stück eines Längsschnittes durch ein Sternit von *Apis*. *sch* Anfang der Deckschuppe. Das Wachs hat sich beim Einbetten in Paraffin aufgelöst. Vergr. 45.

Fig. 5. Eine Gruppe von 4 Wachsporen von außen. Die 5 Drüsenzellen des einen Porus schimmern durch die (hell gehaltenen) gewöhnlichen Hautzellen hindurch. Vergr. etwa 600.

Fig. 6. Schnitt durch einen Wachsporus eines alten Thieres. Vergr. etwa 1000.

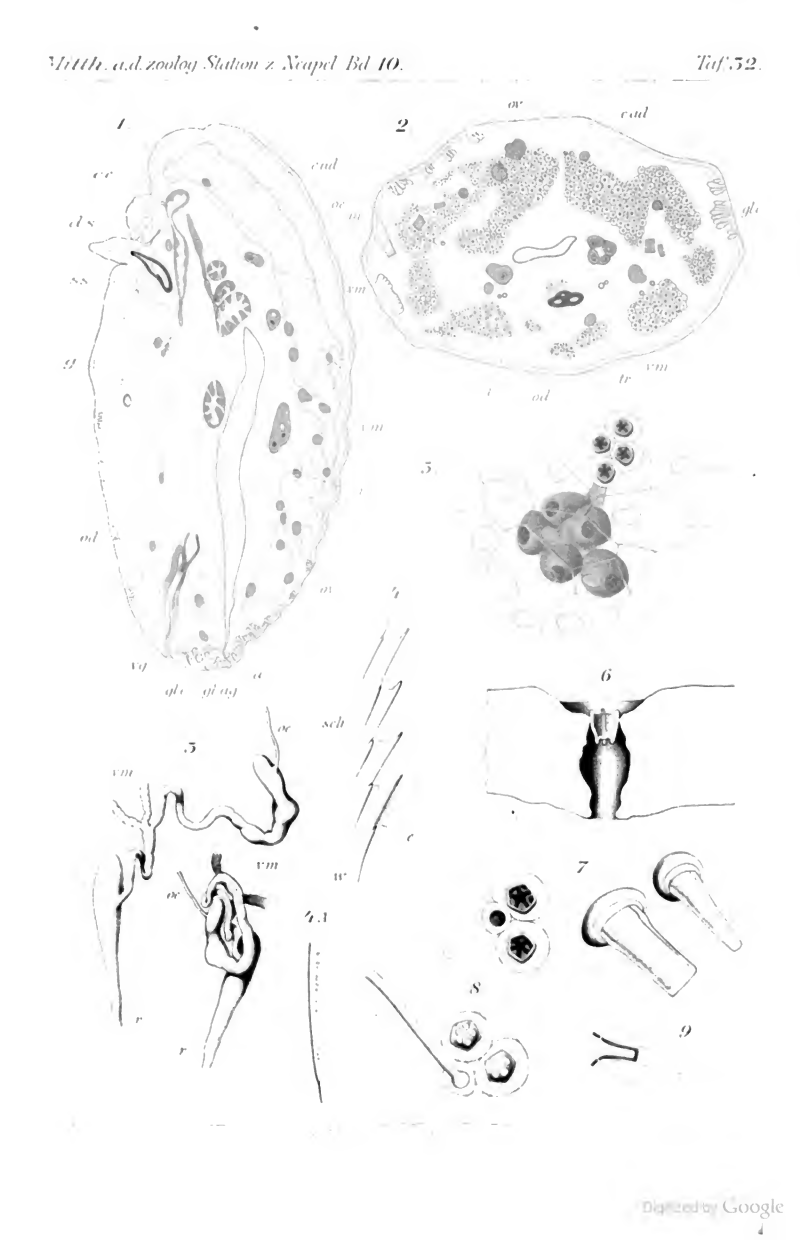
Digitized by Google

Fig. 7. Rechts 2 Wachshaare, links 2 Wachsporen und der Porus einer Klebdrüse von außen. Der chitinige Ausführgang schimmert durch. Vergr. etwa 1000.

Fig. 8. Wachs- und Klebporen von innen. Der Ausführgang ist umgeklappt. Vergr. etwa 1000.

Fig. 9. Oben ein Wachshaar mit dem Anfang des Wachscylinders, darunter ein gekrümmter Wachsfaden aus den Wachsporen. Von einem jungen Thiere. Vergr. etwa 400.

Digitized by Google



Digitized by Google

Intorno ad un nuovo idroide.

Per il

Dott. R. Zoja,

Assistente al laboratorio di anatomia comparata a Pavia.

Con la tavola 33.

Nell' acquarietto posto dietro il mio tavolo di lavoro alla Stazione Zoologica di Napoli vivevano nell' ottobre scorso (1891) due colonie, di 20—30 individui ciascuna, di una forma di idroide gimnoblastico che, per quanto so, non fu ancora descritta. La principale caratteristica di essa sta in una membranella che riunisce alla base i tentacoli, simile a quella presentata dalla *Laomedea flexuosa* e da altri tecoblasti[1]; non so che fino ad ora sia stata riscontrata presso qualche idroide gimnoblastico. Gli organi riproduttori non erano sviluppati in alcuna delle due colonie, non posso dare quindi un sicuro riferimento della famiglia. Per i caratteri dei tentacoli (filiformi ed in un solo verticillo) e dell' ipostoma (conico), come per quelli della idroriza (non rivestita da uno strato di cenosarco nudo, esterno ai tubi del perisarco, quale si ha nelle due famiglie Hydractinidae e

[1] G. J. Allman, A monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids. London. Ray Soc. 1871. pag. 41.

Nella sua History of the British Hydroid Zoophytes (London 1868) l'Hincks descrive e figura la *Zygodactyla vitrina*, Gosse. Essa è una forma che presenta notevoli analogie con la mia *Umbrellaria*. Specialmente la fig. 2 della tav. 38 mostra di fatto una palese somiglianza nella membranella intertentacolare. Dalla descrizione nel testo e dalla figura stessa si rileva però che la *Zygodactyla* è, come la indica l'Hincks, indubbiamente un idroide tecoblasto, provveduto di distintissime idroteche. Lo stelo degli idranti nella *Umbrellaria* è poi assai più breve, ed i tentacoli non hanno la elegante disposizione alternata della *Zygodactyla* (6 maggiori e 6 minori). Altri Campanularidi con tentacoli degli idranti riuniti da una membrana sono le speci del gen. *Campanulina* (webbed tentacles è uno dei caratteri posti dall' Hincks nella diagnosi del genere).

Digitized by Google

Podocorynidae), può riferirsi, fra le famiglie dell' Allman, soltanto ad una delle tre seguenti: Bougainvillidae, Dicorynidae, Bimeridae. Con nessuno dei generi in esse compresi mi pare però che presenti una spiccata analogia. Più che a qualunque altro si avvicina (prescindendo sempre dal gonosoma sconosciuto) al gen. *Perigonimus*; ha però un perisarco ed un idrocaulo assai poco sviluppati, idranti più tozzi e nematocisti di forma alquanto diversa (tav. 33 fig. 8 e 9) da quelle che per il *Perigonimus Steinachi* figura il Jickeli nella sua tav. 27 fig. 3—6[1]. Ora è probabile che la forma delle nematocisti possa servire come criterio secondario di qualche valore per riferire una specie di idroide ad un dato genere, quando manchino caratteri più essenziali. Jickeli[2] ha mostrato di fatto come le nematocisti dell'*Hydra* variino, a seconda delle speci, di dimensioni, restando però assai somiglianti nella forma. Fatti analoghi si riscontrano anche nel gen. *Eudendrium*.

L'idranto richiama nella forma quello di una *Podocoryne* e di una *Hydractinia*; manca però, come ho detto, lo strato di cenosarco nudo alla idroriza; questa poi non ha la struttura complessa che presenta nei due ultimi generi, come manca al nuovo idroide ogni traccia di polimorfismo negli idranti (efr. zooidi nutritori, riproduttori, spirali e schelettogeni della *Podocoryne* ed *Hydractinia*). Per questi fatti ritengo di dover riferire provvisoriamente il nuovo idroide ad un genere nuovo che chiamo *Umbrellaria* (per la probabile omologia della espansione intertentacolare colla ombrella delle meduse); la scoperta degli organi riproduttori soltanto potrà indicare se questo debba essere mantenuto o se la nuova forma si debba ascrivere ad uno dei generi già conosciuti. Dedico la specie a mio fratello Luigi che me la indicò nell' acquario.

Gen. *Umbrellaria*.

Trofosoma: Idrocaulo rudimentare, rivestito di perisarco pure rudimentare; idranti con un solo verticillo di tentacoli filiformi sotto l'ipostoma conico. Idroriza filiforme, ramificata, strisciante. Nematocisti di due forme.

Gonosoma: Sconosciuto.

Spec. *U. Aloysii*.

Trofosoma: Idranti sorgenti con un brevissimo peduncolo dalla idroriza filiforme, strisciante, ramificata. Perisarco

[1] C. F. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen. II. in: Morph. Jahrb. 8. Bd. 1883 pag. 580—680. Taf. 25—28.

[2] Jickeli, idem. I. ibid. pag. 373—416. Taf. 16—18.

Digitized by Google

anulato nella porzione idrocaulare. Tentacoli in numero di 10—15 riuniti alla base da una membranella ectodermica.

Gonosoma: Sconosciuto.

Nell' acquario dove vivevano le due colonie da me osservate erano da più di un mese messi quasi ad ogni giorno dei nuovi vasi con idroidi viventi. Le colonie erano in buonissimo stato ed ho visto spesso prodursi dei nuovi zooidi dalla idroriza; benchè continuassi la osservazione sul vivo per una quindicina di giorni, non vidi mai organi riproduttori. La idroriza, rivestita di un perisarco piuttosto sottile, è ramificata (tav. 33 fig. 2); non la vidi mai retiforme. Gli idranti (fig. 1) sono portati da un breve peduncolo, non ramificato mai, che si potrebbe dire un idrocaulo rudimentale, rivestito di perisarco; questo presenta un restringimento anulare, generalmente obliquo, a metà del segmento idrocaulare, ed uno alla base dell' idranto, ove il perisarco cessa. L'idranto ha forma ciliudrica o fusata; è lungo da 2 a 4 mm. I tentacoli, variamente contratti od estesi, rivolti all' insù, lasciano riconoscere evidente la loro parte assiale fino alla inserzione sull' idranto e quindi anche nella porzione dove sta la caratteristica membrana. Questa sembra più o meno sviluppata, anche in relazione col vario stato di estensione dei tentacoli; talvolta lo è tanto da rivestire totalmente l'ipostoma, quando sia visto di profilo. La omologia assai probabile fra questa membrana intertentacolare e la ombrella delle meduse (v. Allman, l. c.) ne fa un organo di particolare importanza morfologica. Non è privo di interesse l'averla trovata anche in un idroide gimnoblastico.

Per quanto si riferisce alla struttura istiologica della *Umbrellaria*, ho fatto alcune osservazioni, ma quasi soltanto su materiale conservato. Per dilacerazione usai il metodo dei fratelli Hertwig (meduse); esso non mi diede però che risultati assai imperfetti. Per sezioni usai idranti fissati colla miscela cromoosmica di Max Flesch e colorati con carminio boracico.

La struttura generale non si allontana da quella degli altri idroidi; gli elementi cellulari, salvo le cellule assiali dei tentacoli, sono piuttosto piccoli; non ne do le misure, perchè non le ho potuto praticare che su materiale conservato; soltanto quelle delle capsule urticanti, che riporto più sotto, furono prese sul vivo.

Ectoderma.

Cellule mioepiteliali (fig. 10). Per quanto mi pare, tutte le grandi cellule ectodermiche dell' idranto sono mioepiteliali; almeno

Digitized by Google

non ne ho vista alcuna sicuramente priva della fibrilla muscolare. Il nucleo ha forma tondeggiante o lievemente allungata; presenta un distinto nucleolo. La forma delle cellule varia naturalmente a seconda del vario stato di contrazione ed estensione, come anche nelle varie regioni del trofosoma; sono generalmente emisferiche ed appiattite sui tentacoli, si fanno più alte sull' idranto e tornano appiattite verso il peduncolo; lo sono assai sulla idroriza, dove non ho potuto riconoscere fibre muscolari. Le fibre muscolari (non ne ho viste mai più di una in rapporto con una medesima cellula ectodermica), di aspetto lucente, sono nettamente visibili tanto sui tentacoli che sul corpo dell' idranto senza dilacerazioni. Esternamente alle cellule sta la solita cuticola punteggiata.

Le cellule urticanti sono numerosissime tanto sui tentacoli, che sul corpo e sulla idroriza, dove probabilmente è il luogo di formazione delle nematocisti. Queste sono di due forme: le più abbondanti sono assai allungate (fig. 8*a*, 9, 11, 12), lievemente ricurve ed acuminate alle due estremità (lunghezza μ 6. largh. μ 1); il filamento è variamente attorcigliato nell' interno della capsula; scattato ha un decorso diritto o lievemente ricurvo con ornamentazioni spirali. L'asse maggiore delle capsule urticanti allungate sta generalmente nel piano che passa per l'asse dell' idranto o del tentacolo, ma non è parallelo a quest' asse. In corrispondenza di ogni nematociste sta un lungo cnidociglio acuminato che si conserva unito alla sua cellula anche in preparati ottenuti per dilacerazione; spesso forma un angolo rilevante coll' asse della nematociste. Il nucleo della cellula formatrice, assai scarsa di protoplasma, è ovale allungato e sta lateralmente alla capsula, sulla parte convessa o, più frequentemente, sulla concava. Attorno alla capsula si vede spesso un altro contorno (fig. 8), espressione di una membranella che la involge (Muskelhülle di Schneider)[1]. In vicinanza del nucleo talvolta parte dalla cellula un prolungamento rifrangente, il cosidetto prolungamento muscolare (fig. 8*a*).

Le capsule urticanti della seconda specie (fig. 8 *b*) sono di forma ovale e più grosse (lungh. μ 4, largh. μ 3). Il filamento è avvolto, a quanto pare, in modo complicato, benchè sia assai poco visibile a cagione della forte rifrangenza della capsula. Queste nematocisti sono molte rare; non ne vidi che qualcuna sul corpo dell' idranto ed alla idroriza, nessuna sui tentacoli. Anche nelle cellule formatrici di queste nematocisti ho potuto riconoscere il prolungamento basale.

[1] K. C. Schneider, Histologie von *Hydra fusca* etc. in: Arch. Mikr. Anat. 35. Bd. 1890 pag. 321—379. Taf. 17—19.

Digitized by Google

Se esistano cellule interstiziali fra gli elementi sopradescritti dell' ectoderma non posso accertare; solo in qualche caso vidi nelle sezioni qualche nucleo più piccolo di quelli delle cellule mioepiteliali. Può darsi però che appartenesse a qualche cellula urticante o gangliare. Neppure rispetto alle cellule gangliari vidi mai nulla di certo; solo qualche volta ottenni per dilacerazione certe forme che potevano richiamare quelle trovate dallo SCHNEIDER nell'*Hydra*, *Eudendrium* e *Tubularia*; come dissi, il metodo da me usato per le dilacerazioni non mi servì che in modo assai imperfetto; così pure, trattandosi di materiale conservato, non ho potuto applicare il metodo di EHRLICH (azzurro di metilene) che per l'*Hydra* e la *Tubularia* mi diede qualche risultato interessante[1].

Oltre agli elementi descritti vi sono nell' ectoderma cellule ghiandolari di aspetto e disposizione diversa, per quanto mi pare, da quelle che si trovano in altri idroidi. Si trovano sparse, in numero piuttosto scarso, sul corpo dell' idranto come sui tentacoli: più frequenti sono alla parte basale di questi, che nella parte distale, ove pure però si trovano. Abbondantissime poi, in modo da costituire forse la parte maggiore dell' ectoderma, sono nella idroriza. Sporgono come forme sferoidali (fig. 12 e 13*ge*) fra le cellule mioepiteliali e sono facilmente riconoscibili tanto sul vivo che in sezioni e su idranti conservati interi. Negli esemplari fissati con la miscela cromoosmica si distinguono per una colorazione giallobruniccia più intensa, ed assumono per il carminio di BEALE (metodo degli HERTWIG) o per il carminio boracico una colorazione rossa assai più marcata delle altre cellule ectodermiche. Il corpo cellulare è ripieno di grandi vescicole, il nucleo basale e compresso contro la parete dalle vescicole. In qualche caso sembrano ricoperte da uno strato di cellule ectodermali; non ho però potuto accertare questa particolarità. Nella idroriza sono più grandi ed allungate. Benchè l'aspetto e la disposizione loro siano diverse, è probabile siano analoghe alle cellule del cercine ghiandolare che sta presso il collo degli idranti negli *Eudendrium*.

Una formazione esclusivamente ectodermale è la espansione che sta fra i tentacoli; è costituita dalla continuazione dell' ectoderma che ricopre la parte basale dei tentacoli, ed in sezione si riconosce formata da due pagine appoggiate l'una contro l'altra,

---

[1] R. ZOJA, Intorno ad alcune particolarità di struttura dell' *Hydra*. in: Rend. Ist. Lomb. Sc. Lett. Milano (2) Vol. 25 1892 13 pgg. Taf. 3.

Digitized by Google

risultanti entrambi in massima parte di grandi cellule ectodermiche. Frammezzo ad esse stanno cellule urticanti (colle nematocisti) del tipo più frequente ed anche cellule ghiandolari ectodermiche; non ho potuto mai riconoscere fra le due pagine ectodermiche una espansione della lamina di sostegno, nè fibre muscolari.

La lamina di sostegno non presenta nulla di caratteristico; è notevolmente ispessita ai tentacoli; non penetra fra le due pagine della espansione intertentacolare, anzi in sezione la si vede girare attorno alle cellule assiali, senza modificare il suo decorso presso la detta espansione (fig. 6).

Entoderma.

Come negli altri idroidi anche qui l'entoderma (prescindendo dalle cellule sensorie e gangliari descritte dallo SCHNEIDER nell'*Hydra*) risulta di due tipi di cellule: ghiandolari e nutritive. Come negli altri gimnoblasti l'entoderma presenta le teniole descritte dall' HAMANN[1]. Queste compaiono già nella regione dell'ipostoma e si mantengono fino oltre la metà dell'idranto; qui scompaiono, lasciando luogo ad uno strato epiteliale uniforme; mancano pure nella idroriza. In un idranto del quale ho fatto sezioni seriate ho visto conservarsi costante il numero di 6 teniole dal primo loro comparire appena sotto la bocca, durante la zona d'inserzione dei tentacoli e per tutto il corpo, fino alla loro scomparsa.

Le cellule ghiandolari entodermiche sono turgide verso il cavo stomacale e ripiene di vescicolette che nella stessa cellula sono delle stesse dimensioni, sembrano quindi allo stesso stadio di sviluppo. Alcune delle cellule ghiandolari si colorano più, altre meno intensamente, in relazione appunto col vario sviluppo delle vescicole di secrezione. Il nucleo sta alla parte della cellula che è rivolta verso la lamina di sostegno, in una porzione spesso triangolare di protoplasma compatto che si colora sempre più intensamente del resto. Da questa parte acuminata della cellula parte un prolungamento lungo e sottile che nelle teniole sembra spingersi fino alla lamina di sostegno. Le cellule ghiandolari sono assai più sviluppate ed abbondanti nella regione delle teniole che ne sono quasi esclusivamente costituite; hanno qui una forma assai allungata. Si trovano però anche, benchè scarse, fra le cellule entodermiche di quella parte del corpo dove le

[1] O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. in: Jena. Zeit. Naturw. 15. Bd. 1882. pag. 473—544. Taf. 20—25.

Digitized by Google

teniole sono scomparse; vi si presentano come piccole forme fusate colorate intensamente.

Le cellule nutritive hanno il consueto aspetto; sono vacuolate, con nucleo ovale nucleolato e protoplasma parietale, ripieno di inclusioni alimentari. Nella regione priva di teniole, come fra le diverse teniole, hanno forma cubica, con protoplasma e nucleo parietali e grandi vacuole, così pure nella idroriza. Nella teniole invece sono esse pure allungate.

Le cellule ghiandolari entodermiche (fig. 7), e probabilmente anche le nutritive, sono ciliate, o meglio flagellate; vidi specialmente distinte e mobilissime le ciglia in un esemplare vivente che si era spontaneamente rovesciato per un buon tratto, ponendo a nudo l'entoderma, come di frequente fa l'*Hydra*.

Nella regione dell'ipostoma e sotto l'inserzione dei tentacoli ho visto di spesso una fine striatura perpendicolare a quella dovuta alle fibre muscolari ectodermiche. Si tratta probabilmente di fibre muscolari entodermiche.

L'asse dei tentacoli è costituito dalle solite cellule assiali di dimensioni rilevanti. Il nucleo è rotondo, nucleolato; non di rado due nuclei, o affatto addossati o alquanto distanti l'uno dall'altro, si trovano nella medesima cellula (fig. 3 e 4). Nel protoplasma si osservano qualche volta anche altre inclusioni delle quali non ho potuto determinare la natura; il nucleo è centrale, talvolta anche parietale. Il protoplasma costituisce un piccolo accumulo presso il nucleo; da questo partono briglie, spesso ramificate, che si portano alla membrana, evidente in ogni cellula internamente alla lamina di sostegno. Contro la membrana pare vi sia uno strato continuo di protoplasma; le briglie protoplasmatiche poi giungendovi si ispessiscono in modo da presentare come dei triangoli o dei coni. Le briglie sono distintamente striate nel senso della loro lunghezza, e la striatura continua anche nell'ammasso protoplasmatico perinucleare. Di frequente nel senso longitudinale (parallelo all'asse del tentacolo) le briglie protoplasmatiche sono più robuste; può darsi che questo fatto sia in relazione colla funzione elastica che da alcuni si attribuisce a queste cellule nella estensione dei tentacoli. Presso la inserzione di questi l'asse non è sempre costituito da una sola serie di cellule; vi ho visto alcune volte immagini simili a quelle presentate dalla *Tubularia* (le cellule assiali erano però assai meno numerose).

Sui tentacoli si trovano pure striature trasversali forse interne alla lamina di sostegno. Schneider le ritiene anche nell'*Hydra* do-

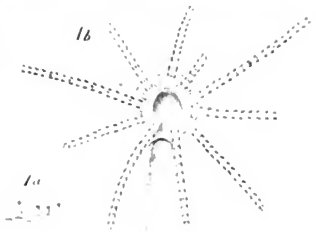
Digitized by Google

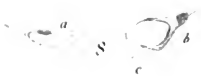
vute a ripiegature della lamina di sostegno. Le mie osservazioni sulla *Umbrellaria* non mi permettono di decidere la questione; osservo però che somigliano quasi esattamente a quelle che si trovano all'ipostoma ed alla inserzione dei tentacoli.

Spiegazione delle figure della tavola 33.

Fig. 1. *Umbrellaria Aloysii*. *a* = porzione di una colonia (gr. nat.); *b* = un idranto ingrandito (dal vivo).
Fig. 2. Idroriza ingrandita; a destra sono accennati tre idranti.
Fig. 3. Porzione di un tentacolo (× 500. Koristka Apocr. 2 mm.; oc. comp. 4).
Fig. 4. Cellula assiale di un tentacolo (× 500). Sublimato corrosivo. Metodo di Hertwig.
Fig. 5. Sezione trasversa dell' idranto nella regione delle teniole (× 500). Miscela cromoosmica; carminio boracico.
Fig. 6. Sezione trasversa della membranella ectodermica che riunisce due tentacoli; *ls* = lamina di sostegno; *m* = membrana ectodermica (× 1000; oc. comp. 8); Miscela cromoosmica; carminio boracico.
Fig. 7. Cellula ghiandolare entodermica flagellata (× 1000); metodo di Hertwig.
Fig. 8. Nematocisti comprese nella cellula formatrice: *a* = della forma allungata; *b* = della forma tondeggiante; *c* = cuticola. (× 1500; oc. comp. 12.) Metodo di Hertwig.
Fig. 9. Nematocisti della forma allungata (× 1500). *a*, *b* metodo di Hertwig; *c* dal vivo.
Fig. 10. Cellule mioepiteliali ectodermiche (× 500). Metodo di Hertwig.
Fig. 11. Nematociste scattata (× 1500). Miscela cromoosmica.
Fig. 12. Porzione di un tentacolo; *fm* = fibre muscolari; *ge* = cellula ghiandolare ectodermica (× 1500). Metodo di Hertwig.
Fig. 13. Sezione di ectoderma con una cellula ghiandolare ectodermica (*g. e*) (× 500). Miscela cromoosmica; carminio boracico.

Digitized by Google





Digitized by Google

Digitized by Google

Sviluppo e Morfologia degli Oxyrhynchi

pel

Dott. G. Cano.

Con le tavole 34 a 36.

Quel gruppo di Brachyuri che venne da MILNE EDWARDS indicato col nome di Oxyrhyncha nella Storia naturale dei Crostacei, è rappresentato nel golfo di Napoli da un numero di specie assai scarso, avuto riguardo al numero di quelle che oggidì si riconoscono appartenenti a questo gruppo.

Nel novero di queste specie, a quelle state già illustrate da HELLER nella monografia intorno ai Crostacei del sud dell' Europa, bisogna aggiungerne due altre, cioè: l'*Heterocrypta Marionis* e l'*Ergasticus Clouei*. Gli Oxyrhynchi sono dei Crostacei che hanno abitudini assai diverse; gl' Inachidi (*Inachus* e *Stenorhynchus*) vivono ordinariamente sui detriti a poca profondità, i Majidi sulle praterie di Posidonia e sugli scogli del litorale, i Parthenopidi sulla sabbia. Qualche specie vive però a grande profondità, così: l'*Amathia* e l'*Ergasticus* abitano i fondi a coralline ad una profondità che varia dai 100 ai 400 metri. Anche alcune specie d'*Inachus* (*leptochirus*) e di *Pisa* (*Gibsii*, *armata* e *corallina*) abitano del pari a grande profondità (100 m.) nei fondi a coralline. La *Maja* si riscontra con frequenza alla superficie (*verrucosa*), però si trova del pari ad una profondità che varia dai 15 ai 100 m. (*squinado*). L'*Acanthonyx* vive tra le alghe, l'*Eurynome* nei fondi detritici ed a coralline.

Le larve di questi Crostacei si riscontrano rarissimamente nella pesca pelagica, le Megalope che io ho disegnato nelle tavole 34 e 35 provengono da una profondità di 400 metri.

Digitized by Google

Per quanto riguarda la storia dello sviluppo di questa famiglia, come si rileva dalla completa bibliografia data da Faxon[1], le scarse notizie che esistono intorno alla medesima si limitano ordinariamente alla semplice descrizione della prima fase larvale di alcuni Oxyrhynchi (Rathke per *Hyas*, Kinahan per *Eurynome*, Stuxberg per *Stenorhynchus*, Couch per *Maja verrucosa*, *Pisa Gibsii* e *Inachus dorhynchus*, descrizione spesso piena di inesattezze. Così Couch [2] e Kinahan affermano che le spine dello scudo fanno completamente difetto nella *Maja* e nell' *Eurynome*, errore dipendente molto probabilmente dal fatto che questi osservatori non hanno realmente fatto sviluppare le larve di questi Crostacei, ma hanno solamente esaminato l'embrione rivestito ancora della sua embrionale cuticola.

Per quanto riguarda il lavoro di Thompson sulla duplice metamorfosi della *Macropodia phalangium*. la Megalopa descritta da questo autore non appartiene punto allo *Stenorhynchus*, ma più tosto ad un Majide (*Hyas*).

Claus[3] per il primo ha ben descritto e figurato le Zoëe dell'*Inachus* e della *Maja*.

Nessun interesse può avere in ultimo il lavoro di Spence Bate[4], perocchè il medesimo nessun contributo ha potuto apportare alla conoscenza dello sviluppo di questa famiglia nè a quella delle altre specie quivi enumerate.

Per quanto riguarda il metodo da me seguito nelle presenti ricerche, rimando il lettore a quanto dissi a proposito dello sviluppo dei Portunidi[5]. Devo però aggiungere che, prima di includere gli oggetti ho adoperato la trementina, onde evitare un eccessivo indurimento del vitello quale si ottiene col cloroformio secondo il metodo di Giesbrecht. Con questo processo non si può però impedire la dispersione della massa vitellina nelle sezioni, la quale può evitarsi completamente col metodo d'inclusione alla celloidina. Pochissimi

---

[1] Faxon, W., Bibliography to accompany »Selections from Embryological Monographs«. Crustacea. in: Bull. Mus. Comp. Z. Harvard Coll. Vol. 9. 1882.

[2] Couch in Claus, Grundlage des Crustaceen-Systems pag. 64.

[3] Claus, C., Untersuchungen zur Erforschung der Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876. Taf. 10 Fig. 8, 10.

[4] Bate, C. Sp., On the Development of the Crustacean Embryo, and the Variations of form exhibited in the Larvae of thirty-eight Genera of Podophthalmia. in: Proc. R. Soc. London Vol. 24. 1876 pag. 375—378.

[5] Cano, G., Sviluppo dei Portunidi, Morfologia dei Portunidi e Corystoidei. in: Mem. Soc. Ital. Sc. (detta dei XL) Serie 3 Tomo 8 No. 6. 1892.

Digitized by Google

vantaggi ho io potuto ottenere a questo riguardo dal metodo adoperato da HEIDER[1] nello sviluppo dell' *Hydrophilus piceus*.

L'ordinamento del presente lavoro è poi il seguente:

Tratterò nel primo capitolo dello sviluppo embrionale, nel secondo farò uno studio comparativo dello sviluppo postembrionale degli Oxyrhynchi (*Inachus* e *Stenorhynchus*, *Pisa*, *Lissa*, *Acanthonyx*, *Herbstia*, *Maja*, *Eurynome* e *Lambrus*). Lo sviluppo dei foglietti embrionali e degli organi formerà oggetto del terzo capitolo. L'ultimo comprenderà uno studio morfologico di questo gruppo di Brachyuri, avendo io esteso le mie considerazioni al significato delle diverse fasi larvali dei Decapodi ed alla classificazione degli Oxyrhynchi.

Sviluppo embrionale.

Come ho già fatto osservare per i Portunidi, così anche negli Oxyrhynchi all' accoppiamento precede quasi sempre una muta.

Il fenomeno della muta non è costante; io infatti ho potuto esaminare dei grossi esemplari di *Maja squinado* accoppiarsi nei bacini dell' Acquario, deporre e fissare le uova ed incubare gli embrioni senza subire alcuna muta, e degli esemplari di *Palinurus* mutarsi dopo il periodo di maturità sessuale. P. MAYER[2] ha inoltre fatto conoscere il caso di una femina di *Palinurus*, la quale depose la spoglia, allorchè teneva le uova fissate ai peli dei pleopodi.

Si potrebbe spiegare questo fatto colle circostanze speciali in cui vivono questi Crostacei, che si trovano per lungo tempo nei bacini, ma a ciò io devo rispondere di aver avuto occasione di osservare un giorno nella pesca pelagica la spoglia di una *Nika* e di un *Palaemon* colle uova aderenti ai peli dei pleopodi.

La *Dromia* inoltre depone la spoglia nel 1°, nel 2° e nel 3° mese dell' anno, mentre il suo periodo di maturità sessuale va dal 6° al 10° mese. In base a questi risultati bisogna concludere che il rapporto che ha la muta coll' accoppiamento e col periodo di maturità sessuale è molto problematico.

L'andamento della muta è abbastanza noto nei suoi particolari: lo scudo si solleva per il primo, quindi l'animale comincia a cacciar fuori le zampe del 5° paio e l'addome, ed in seguito, quasi contem-

[1] HEIDER, K., Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena 1889 pag. 12.

[2] Vedi SCHMIDTLEIN, R., Beobachtungen über Trächtigkeits- und Eiablage-Perioden ecc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879 pag. 131.

Digitized by Google

poraneamente tutte le restanti appendici del corpo. Il Crostaceo abbandona la spoglia dopo alcune ore da che s'era sollevato lo scudo.

L'accoppiamento nella *Maja* venne per la prima volta descritto da Schmidtlein[1]. Il maschio corre incontro alla femina, la solleva e si colloca al disotto, e mentre l'abbraccia strettamente colle zampe, colle chele l'afferra al margine orbitario od al setto delle due antenne; in altri casi il maschio si rovescia sul dorso, afferra la femina e la trascina sul suo ventre. Tutto l'atto dura un' ora circa.

Il tempo che interviene tra l'accoppiamento e la deposizione delle uova può essere di 8, 10, 15 o di un maggior numero di giorni, e non può essere costante, perocchè alcune volte l'accoppiamento avviene senza che le uova sieno ancora pervenute a maturità nell' ovario.

Venuto il momento della deposizione, le uova passano innanzi all' apertura del receptaculum seminis e quivi si rivestono di una zona di cemento, come lo dimostra la fig. 2 (tav. 34), il quale cemento, come ebbi già[2] occasione di ricordare, viene segregato dallo stesso receptaculum. Le uova ruotano quindi attorno al proprio asse nel canale vaginale e vengono espulse, uno per volta, mediante un apparecchio valvolare. Questo apparecchio risulta formato da un prolasso del canale vaginale, il quale alcune volte si esplica regolarmente in modo che si ha un velo membranoso all' esterno con un orifizio vulvare occluso nel centro (*Portunus corrugatus*), altre volte si effettua da un lato con un decorso sinuoso per cui l'orifizio è ridotto ad un semplice forame situato lateralmente (*Maja*, *Pisa*). Oltre la muscolatura propria del canale vaginale esistono nell' interno dei muscoli speciali, i quali, sollevando ed abbassando questo velo membranoso, provocano l'uscita delle uova attraverso l'orifizio vulvare.

Le uova espulse da questo orifizio cadono nella cavità addominale, la femina le ballottola con ripetuti colpi della coda, mentre i pleopodi, mantenendoli in continua agitazione, le fanno convergere verso il centro dell' addome.

La deposizione delle uova si effettua entro le 24 ore (*Maja*), alcune volte però occorre un maggior tempo (*Lissa*).

Nella giornata successiva tutte le uova aderiscono a gruppi per mezzo di uno o due peduncoli ai peli del ramo interno dei pleopodi,

---

[1] Schmidtlein, R., Vergleichende Übersicht ecc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1881 pag. 165–166.

[2] Cano, G., Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento etc. ibid. 9. Bd. 1891 pag. 525.

Digitized by Google

mentre il ramo esterno li agita continuamente. Oltre che a rinnovare l'acqua circostante, non è improbabile che questo movimento contribuisca in parte a provocare la rottura degli involucri dell' uovo al momento che gli embrioni sono pervenuti a maturità. È da osservare intanto che la fissazione delle uova non potrebbe esplicarsi senza l'intervento dell' acqua del mare. Il cemento infatti in principio diventa più vischioso, in seguito s'indurisce e forma una sottilissima pellicola, la quale col crescere dell' embrione diventa sempre più spessa, dura e resistente. Sembra quindi che l'acqua del mare spieghi un' azione chimica analoga a quella che si osserva per il dermascheletro dopo la muta. Ciò tenderebbe a confermare l'ipotesi già da me altre volte esternata, di considerare, cioè, il cemento come una sostanza molto affine alla chitina, essendo anch' esso segregato da organi di origine ectodermica.

Il cemento però, oltre a servire per la fissazione, serve ancora indiscutibilmente come veicolo pel trasporto degli elementi seminali verso l'uovo. Esaminando infatti quella zona di cemento che riveste l'uovo al momento che questo attraversa il breve canale vaginale, si osserva nella medesima una quantità stragrande di corpuscoli seminali, alcuni contenuti tuttora in spermatofori, altri liberi e nuotanti in questo muco omogeneo, e di forma e di dimensioni differenti (tav. 34 fig. 1).

Tutti questi elementi presentano un' assoluta immobilità, però una volta io ho potuto notare che alcuni di essi, sopratutto quelli sprovvisti di prolungamenti radiari, erano dotati di movimenti ameboidi. Se questi movimenti sieno quelli che provocano il passaggio dello spermatozoo nell' uovo io non posso naturalmente confermare per osservazione diretta; rimane quindi aperta la questione dove e come passino questi elementi nell' uovo, il quale è sprovvisto di un micropilo; se essi, cioè, possano penetrare attraverso i porocanali del chorion, e se questa penetrazione possa avvenire durante il brevissimo tragitto dell' uovo per il canale vaginale ovvero al momento della deposizione come avviene nei Macruri, quando, cioè, l'acqua del mare spiega azioni fisico-chimiche ignote sul cemento che dovrà far aderire più tardi l'uovo stesso ai peli dei pleopodi.

I fenomeni tipici della fecondazione: la formazione del fuso direzionale, l'espulsione dei globuli polari, la formazione dei pronuclei, io non li ho quindi potuti direttamente osservare. Appena l'uovo arriva in corrispondenza del receptaculum seminis, il nucleo non riesce più visibile cogli ordinari mezzi di colorazione. I primi

Digitized by Google

nuclei di segmentazione si formano però nel centro dell' uovo e migrano in seguito alla periferia. Ciascun nucleo ha una forma rotonda ed è circondato da una zona protoplasmatica. La segmentazione comincia appena le uova sono fissate. Ciascun uovo della *Maja* ha un diametro di 0,7 mm. ed ha un colorito rosso vivo. Questo colore però va incontro a diverse gradazioni nei differenti individui ed a seconda del periodo di maturità sessuale, per cui alcune volte è giallo intenso, altre volte è giallo citrino[1].

A differenza di quanto è stato finora osservato, nei Decapodi la segmentazione è superficiale e ineguale.

Sulla superficie dell'uovo comparisce un breve solco (tav. 34 fig. 4) il quale estendendosi delimita due prime sfere di segmentazione (fig. 5); a questo ne segue un altro in un piano quasi perpendicolare a quello del primo, in modo che l'uovo rimane diviso in tre sfere di segmentazione ineguali (fig. 6), ed in seguito in quattro (fig. 7), in cinque (fig. 9), in nove (fig. 10) e più sfere (fig. 11 e 12). Come si rileva poi dalle sezioni (fig. 4bis, 10bis, 12bis), la segmentazione è sempre superficiale, e non si ha formazione di sfere di segmentazione come in altri Decapodi, non essendovi un vero frazionamento del vitello. In sostanza però questo processo di segmentazione non differisce da quello osservato negli altri Crostacei a segmentazione oloblastica.

Prescindendo dal tipo di segmentazione osservato da VAN BENEDEN[2] negli Schizopodi, da BLANC[3] nei Cumacei, da BOBRETZKY[4] e VAN BENEDEN[5] negli Isopodi, segmentazione discoidale epperò appartenente alle forme a divisione meroblastica, tutte le altre forme di segmentazione oloblastica riferite dai diversi autori a tre tipi principali devono invece ridursi ad un medesimo tipo.

La segmentazione infatti nei Crostacei decapodi si esplica sempre colla formazione di uno, due e più nuclei di segmentazione, i quali prima occupano il centro dell' uovo, in seguito si portano alla peri-

[1] Lo stesso fatto è già stato osservato da vari autori (vedi MAYER, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. in: Jena. Zeit. Naturw. 11.Bd. 1877 a pag. 210).

[2] VAN BENEDEN, E., Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. Développement des *Mysis*. in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 28 1869.

[3] BLANC, H., Développement de l'œuf et formation des feuillets primitifs chez la *Cuma Rathkii* Kröyer. in: Recueil Z. Suisse Tome 2 1885.

[4] BOBRETZKY, N., Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. in: Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874.

[5] VAN BENEDEN, E., Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. in: Mém. cour. et Mém. Sav. Étrang. Acad. Belg. Tome 34 1870.

feria. Colla migrazione di questi nuclei ha luogo il frazionamento del vitello, il quale in principio è totale nell' *Eupagurus*[1] e diventa in seguito parziale. In tutti gli altri Decapodi finora conosciuti il frazionamento del vitello è sempre parziale, per cui si ha la formazione di sfere di segmentazione in forma di piramidi più o meno distinte racchiudenti una massa centrale vitellina, la quale non si segmenta affatto, come nella *Callianassa*[2], nel *Crangon*[3], nel *Palaemon*[4] e nell' *Astacus*[5].

Nella *Maja* non ha luogo invero alcun frazionamento del vitello; ciò appoggia evidentemente le vedute di VAN BENEDEN[6], di considerare, cioè, questo fenomeno come un fatto secondario nella formazione del blastoderma.

Due soli tipi di segmentazione dobbiamo quindi riconoscere nei Crostacei, cioè: segmentazione oloblastica e meroblastica; l'oloblastica può essere eguale od ineguale con o senza frazionamento del vitello.

A torto MERESCHKOWSKY[2] credeva di aver trovato una nuova specie di formazione del blastoderma. La segmentazione della *Callianassa* non differisce in sostanza da quella dell' *Eupagurus* ed è simile a quella dell' *Astacus*.

Colla segmentazione si connette intimamente il processo di differenziamento degli elementi costitutivi del vitello, proto- e deutoplasma. Questi elementi tendono a separarsi sin dalle prime fasi di segmentazione e sono completamente distinti nella periblastula, nella quale l'uovo è ridotto ad una vescicola limitata esternamente da un epitelio a cellule piatte poligonali, racchiudente nel suo interno gli elementi nutritivi del vitello.

Nell' *Astacus* intanto, giusta le osservazioni di REICHENBACH[7],

---

[1] MAYER, Zur Entwicklungsgeschichte ecc., a pag. 226.

[2] MERESCHKOWSKY, C., Eine neue Art von Blastodermbildung bei Decapoden. in: Z. Anzeiger. 5. Jahrg. 1882.

[3] WELDON, W. F. R., The formation of the germ-layers in *Crangon vulgaris*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 33 1892.

[4] BOBRETZKY, N., Sviluppo di *Astacus* e di *Palaemon* 1873 (in russo).

[5] MORIN, J., Sullo sviluppo dell' *Astacus* (in russo). in: Rend. Soc. Nova Rossia Odessa Tomo 2 1888, e REICHENBACH, H., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. in: Abhandl. Senckenb. Nat. Ges. Frankfurt 14. Bd. 1886.

[6] VAN BENEDEN, E., & E. BESSELS, Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, ecc. 1868 pag. 72.

[7] REICHENBACH, a pag. 7.

Digitized by Google

questa separazione ha luogo dopo i primi cambiamenti del blastoderma.

Coi primi mutamenti embrionali gli elementi del deutoplasma si riuniscono in ammassi che si dispongono in forma di piramidi sul dorso dell' embrione, ed è questo il fenomeno che viene da VAN BENEDEN indicato col nome di »fendillement du vitellus«, il quale conduce nella *Maja* (tav. 34 fig. 23) alla formazione di quelle piramidi che REICHENBACH nell' *Astacus* chiama secondarie, in opposizione alle piramidi primarie vitelline che si formano per effetto della segmentazione.

L'uovo in questo periodo è rivestito di un solo involucro; nello stadio D si nota la presenza di un secondo involucro il quale circonda l'uovo completamente come in un sacco, e nello stadio del Nauplius si riscontra un terzo involucro che segue lo sviluppo dell' embrione e, quando è pervenuto a maturità, lo riveste completamente e si elimina come prima muta nei primi momenti della vita larvale.

REICHENBACH[2] avea visto la presenza di quest' ultimo involucro nell' embrione dell' *Astacus*, però, siccome non avea osservato la prima muta, così credeva che più mute potessero intervenire durante il periodo embrionale, le quali potessero venir riassorbite [!].

Quanti involucri presenta dunque l'uovo dei Crostacei decapodi? Una grande confusione regna negli autori[3] a questo riguardo, confusione ingenerata dal fatto che nessuno ha finora seguito il modo di formazione ed il destino ulteriore di queste membrane.

L'uovo nell' ovario è rivestito da una sola membrana (chorion) la quale è segregata dall' epitelio del follicolo ovarico. Arrivato nel canale vaginale l'uovo si riveste di una zona di cemento che, solidificandosi al momento della fissazione, forma un secondo involucro. In questo periodo si può per imbibizione separare i due involucri, cioè quello esterno segregato dal receptaculum seminis da quello interno (o chorion) segregato dall' epitelio del follicolo ovarico. Allora si può pur constatare come l'involucro esterno sia totale e non parziale, come si credeva finora.

Dopo la fissazione e durante tutto il periodo di segmentazione nell' uovo non si osserva che un solo involucro, essendosi l'involucro

---

[1] VAN BENEDEN & BESSELS a pag. 28.

[2] REICHENBACH, a pag. 10.

[3] Non escluso me stesso. Vedi CANO, Morfologia dell' apparecchio ecc., a pag. 523—525.

del cemento saldato col chorion. Egli è per ciò che P. MAYER[1] ha potuto stabilire che, mentre il chorion non resisteva prima alla potassa, si presentava più tardi come chitina genuina, avendo con molta probabilità il cemento natura chitinosa.

Nello stadio D, si vede sollevarsi in corrispondenza dell' embrione un terzo involucro che viene segregato dalle cellule del blastoderma, ed è quella membrana che VAN BENEDEN ha indicato col nome di blastodermica. Tra questa membrana e la più esterna esiste sempre una scarsa quantità d'una sostanza liquida, la quale in sublimato ed in alcool si coagula e che RATHKE[2] considera come albumina.

Questi due involucri si osservano sempre ben distinti durante tutto il periodo embrionale e contraggono in qualche punto delle aderenze tra di loro; e si possono pur separare al momento che l'embrione esce dall' uovo. L'embrione stesso è in questo periodo rivestito completamente da una cuticola, la quale non è segregata dalle cellule del blastoderma, come credeva VAN BENEDEN[3], ma più propriamente da quelle dell' ectoderma che sin dal primo differenziarsi manifestano proprietà chitinogene. Essa forma quella cuticola indicata dagli autori col nome di cuticola larvale od embrionale, la quale però non appartiene all' uovo, ma più propriamente all' embrione.

Tre involucri bisogna dunque distinguere nell' uovo di tutti i Crostacei Decapodi: uno esterno formato dalle glandole del cemento, uno mediano (o chorion) che si salda col primo dopo la fissazione ed è segregato dall' epitelio del follicolo ovarico, ed uno interno che viene formato dalle cellule del blastoderma. La cuticola larvale od embrionale non appartiene all' uovo ma all' embrione.

In base a questi risultati si può quindi stabilire che la membrana vitellina della quale parlano RATHKE[4] nell' uovo dell' *Astacus*, ERDL[5] in quello dell' *Homarus*, DOHRN[6] in quello del *Palinurus*, non sia altro che la membrana blastodermica di VAN BENEDEN; così pure la membrana vitellina di seconda formazione, della quale parla

---

[1] MAYER, Zur Entwicklungsgeschichte ecc. pag. 198.

[2] RATHKE, H., Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebses. 1829 pag. 7.

[3] VAN BENEDEN e BESSELS, Mémoire sur la formation ecc. a pag. 52.

[4] RATHKE, Untersuchungen ecc.

[5] ERDL, Entwicklung des Hummereies. München. 1843.

[6] DOHRN, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870 pag. 260.

Digitized by Google

Lereboullet[1] e la seconda membrana dall' aspetto zigrinoso descritta da Bobretzky[2] nell' uovo del *Palaemon* e la membrana vitellina di cui parla Lebedinsky[3] nell' uovo dell' *Eriphia*.

Dopo ciò passo a descrivere le fasi di sviluppo da me studiate.

A. Il primo abbozzo dell' embrione appare sotto forma di un disco (tav. 34 fig. 13), il quale, prima piano, gradatamente si solleva, quindi si deprime nel suo centro (tav. 36 fig. 89) e forma in questo modo la bocca della gastrula (*Bg*).

Nessun rapporto costante esiste tra il punto ove si sviluppa il disco germinale, e quindi la futura faccia ventrale dell' embrione, e il peduncolo che serve per fissare l'uovo ai peli dei pleopodi.

B. In una seconda fase di sviluppo (tav. 34 fig. 14), le cellule del blastoderma, proliferando attorno al disco primitivo, si aggruppano in un' area a forma di mezzaluna; contemporaneamente compariscono nei lati i due lobi cefalici (*Lc*).

Nessun rapporto di continuità esiste tra le cellule del disco germinale primitivo ed i lobi cefalici, come risulta dalle sezioni (tav. 36 fig. 92).

C. Questo rapporto si manifesta di fatto nella fase successiva (tav. 34 fig. 15) mediante due altri aggruppamenti di cellule che si estendono a guisa di cordoni laterali (*Col*) attorno ad un' area blastodermica non ancora differenziata. I due lobi cefalici si sono più avvicinati all' area germinale primitiva; questa si estende sotto forma di placca con un contorno inferiore sinuoso e viene indicata col nome di placca toraco-addominale (*Plta*) da Reichenbach[4] nell' embrione dell' *Astacus* e di neuro-muscolare da Kleinenberg[5] nella larva del *Lopadorhynchus*.

D. In una fase successiva di sviluppo (tav. 34 fig. 16), questa placca risulta formata di due lobi, l'orifizio anale (*a*) si apre nell'angolo della biforcazione di essa, l'orifizio gastrulare (*Bg*) si trova più in basso sotto forma di piccolo forellino. L'area dei lobi cefalici si è suddivisa in tre regioni secondarie, cioè quella degli occhi e

[1] Lereboullet, Recherches d'Embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. in: Mém. Sav. Étrang. Tome 17 Paris 1853.

[2] Bobretzky in P. Mayer, Zur Entwicklungsgeschichte ecc. pag. 225.

[3] Lebedinski, J., Einige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seekrabben. in: Biol. Centralblatt 10. Bd. 1890.

[4] Reichenbach, Studien ecc. pag. 19.

[5] Kleinenberg, N., Die Entstehung des Annelids ecc. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd. 1886.

Digitized by Google

futuri gangli ottici (*Lo*), e quelle delle due paia di antenne (A^1, A^2) e gangli rispettivi. Dietro al secondo paio di antenne cominciano a sollevarsi le mandibole in forma di papille coniche (*Md*). Tra tutte queste regione rimane un tratto di blastoderma non ancora differenziato, la faccia ventrale del futuro embrione non è quindi completa ma lo diventa nella fase successiva.

E. Le regioni sovraccennate sono allora maggiormente distinte (fig. 17), le mandibole (*Md*) e le antenne superiori (A_1) sono già sollevate in forma di semplici papille; tra queste ultime esiste un largo orifizio boccale (*B*); la placca toraco-addominale ha acquistato una differente conformazione, l'orifizio anale si apre nel punto mediano del margine sinuoso di essa.

F. Con questa fase l'area embrionale comincia a divenire più ristretta (fig. 18). Dietro alle antenne superiori si sollevano le antenne inferiori. L'orifizio boccale, che nella fase precedente avea la forma di un segmento sferico, ora è divenuto triangolare; dietro alle mandibole comincia a sollevarsi l'addome (*ad*).

G. In questa fase, col sollevarsi delle tre appendici nauplitiche l'area embrionale è ancor più ristretta che non nella fase precedente (fig. 19); gli occhi si rendono visibili sotto forma di lobi allungati e sono distinti dai futuri gangli ottici del cervello. L'orifizio boccale ora è ridotto ad una semplice fenditura trasversale, e non si trova più, come nella fase precedente, tra le due antenne superiori, ma tra le due antenne inferiori; l'addome sporge in forma di larga prominenza conica, verso il centro della quale si trova l'orifizio anale.

Sin da questa fase, alla base del secondo paio di antenne, l'ectoderma s'invagina per formare la glandola antennale.

H. In questa fase, l'area embrionale è divenuta ancora più ristretta, le tre appendici nauplitiche sono più sviluppate (fig. 20), gli occhi ed i gangli ottici hanno la forma di lobi piriformi; esistono tre paia di gangli cerebrali; al disopra dell' orifizio boccale si estende il labbro superiore (*Ls*); la placca addominale è cordiforme; l'orifizio anale occupa quasi il centro della superficie dorsale di questa placca.

I. In questa fase (fig. 21), oltre le tre paia di appendici nauplitiche, esistono ancora due paia di mascelle (Mx^1, Mx^2) in forma di gemme bilobe. Negli occhi si distinguono due porzioni ganglionari (gangli ottici) ed una porzione periferica; le due antenne inferiori, bilobe nell' apice, sono divenute appendici preorali; l'addome mostra un accenno di suddivisione in segmenti. Alla base di questo e delle

Digitized by Google

due paia di mascelle, si solleva una duplicatura dell' ectoderma (*Sc*) che rappresenta il primo abbozzo di formazione dello scudo cefalico.

K. In questa fase (fig. 22), gli occhi, le due paia di antenne, le mandibole e le due paia di mascelle sono maggiormente sviluppate, al disotto di queste esistono due paia di gemme bilobe (*Pmx*[1], *Pmx*[2]) corrispondenti ai due piedi nuotatori della Zoëa. L'addome è diviso in 5 segmenti, il segmento terminale come nella fase precedente è biforcuto, l'orifizio anale, tanto in questa fase, quanto in quella precedente, non che nelle due successive, si apre sempre nell' angolo della biforcazione di questo segmento, giusta quanto si osserva nella Protozoëa del *Penaeus*[1].

L. In questa fase (fig. 23), oltre le appendici cefaliche in numero completo, esistono ancora 7 paia di appendici toraciche (*Pmx*[1–3] e *Pa*[1–4]), delle quali le tre anteriori bilobe; il segmento anale presenta 7 + 7 spine ed è, al pari delle diverse appendici del corpo, rivestito dalla cuticola larvale. Gli occhi sono ancora sprovvisti di pigmento; sul dorso esiste un forte residuo di massa vitellina disposto in masse piramidali.

M. Questo residuo diventa più ridotto nella fase successiva (fig. 24); il numero delle appendici cefaliche e toraciche è così completo come si osserva nella Zoëa. Oltre l'occhio pari esiste un occhio impari (*oi*), tutti e due provvisti di pigmento.

N. In questa fase (fig. 25), è scomparso dal dorso ogni residuo di massa vitellina, al disotto della cuticola larvale si osservano invaginate le spine dello scudo, nel 2°, 3°, 4° e 5° segmento del pleon, al disotto del tegumento, sporge un paio di gemme che rappresentano il primo abbozzo dei pleopodi; l'orifizio anale (fig. 38) non si apre più nell' angolo della biforcazione dell' ultimo segmento ma un po' più avanti, come si osserva nella Zoëa. Col rompersi degli involucri dell'uovo l'embrione svagina tutte le sue spine, la cuticola larvale ridotta in frammenti rimane per qualche tempo aderente al tegumento, ma si elimina ben presto coi primi movimenti della vita larvale. L'embrione, svaginate tutte le sue spine, comincia a nuotare nell' acqua ed entra così nella condizione nuotante della Zoëa (fig. 26).

Sviluppo postembrionale.

O. Tra tutte le Zoëe di Brachyuri finora conosciute, quella degli Inachidi (*Inachus* e *Stenorhynchus*) si lascia sempre distinguere per l'assenza della spina rostrale (tav. 35 fig. 79). Sullo scudo

[1] CLAUS, Grundlage des Crustaceen-Systems Taf. 2.

Digitized by Google

esiste soltanto una lunga spina dorsale leggermente arcuata nell'*Inachus* (fig. 71), rivolta direttamente indietro nello *Stenorhynchus* (fig. 70); la spina mobile del secondo paio di antenne, corrispondente alla squama dei Macruri, è lunga quanto la spina fissa; la 3.ª, la 4.ª e la 5.ª somite del pleon terminano nel loro apice inferiore esterno con una lunga spina, il segmento anale ha un' armatura di 5 + 5 setole ed è diversamente conformato nell' *Inachus* (fig. 75) e nello *Stenorhynchus* (fig. 74).

Stretti rapporti di affinità colla Zoëa degli Inachidi si osservano in quella della *Pisa* (fig. 41). Essa, che è identica a quella della *Lissa*, non ha infatti spine laterali sullo scudo, la spina dorsale si incurva posteriormente ad arco, la spina rostrale (fig. 46) è però pochissimo sviluppata, l'armatura del segmento anale si rapporta allo schema 5 + 5 (fig. 47).

Anche nella Zoëa dell' *Acanthonyx* (fig. 63) esiste una piccolissima spina rostrale; la spina dorsale è poco sviluppata, la 3.ª, 4.ª e 5.ª somite del pleon non hanno nel loro apice inferiore alcuna spina (fig. 60), l'armatura del segmento anale si rapporta allo schema 4 + 4 (fig. 62). Però ciò che lascia facilmente riconoscere la Zoëa dell' *Acanthonyx* è un fatto abbastanza caratteristico: il ramo interno (*ri*) del secondo paio di antenne è fuso colla spina fissa (fig. 63 e 61). Alla Zoëa della *Pisa* si rapporta molto strettamente quella dell' *Herbstia* (fig. 52), sia per l'aspetto generale del corpo e per la disposizione del secondo paio di antenne (fig. 54), sia per l'armatura del segmento anale (fig. 55); sullo scudo però esistono una lunga spina rostrale e due piccolissime laterali.

La Zoëa della *Maja* (tav. 34 fig. 26) e quella dell' *Eurynome* (tav. 35 fig. 57) si distinguono da tutte le altre fin qui esaminate, oltre che per la presenza sullo scudo di una lunga spina rostrale e di una lunga dorsale, a cui nella *Maja* si aggiungono ancora due laterali, e dell' armatura del segmento anale (fig. 38 e 59) che si rapporta allo schema 7 + 7, anche per la disposizione del secondo paio di antenne, nelle quali il ramo esterno (*re*) è più corto della spina fissa (fig. 31ª e 58).

Disposizione identica si osserva nella Zoëa del *Lambrus* (fig. 64), per quanto riguarda il secondo paio di antenne (fig. 67); lo scudo è però qui armato, oltre che di due spine laterali, di una lunghissima spina rostrale e di una dorsale ancor più lunga, le quali si estendono in direzione orizzontale e parallela; il segmento anale ha infine un' armatura di 5 + 5 setole, mancando le setole 1 e 2 (fig. 68).

Digitized by Google

Tutti gl' Inachidi e Majidi che io ho potuto esaminare escono dall' uovo presentando un numero di appendici toraciche eguale a quello che si trova nell' adulto.

Le antenne interne (tav. 34 fig. 31ª) hanno la forma di gemme coniche con due filamenti olfattivi ed una piccola setola nel loro apice.

Nelle antenne esterne (fig. 31ª, 46, 58, 63) esiste sempre un distinto ramo interno (*ri*).

Le mandibole sono bilobe (fig. 32ª, 77ª e 77ᵇ) ed armate di denti nel loro margine tagliente, ma sprovviste di palpo.

Nel primo paio di mascelle il palpo è diviso in due articoli (fig. 33ª e 78), mentre nel secondo paio è indiviso; la lacinia interna e l'esterna sono bipartite (fig. 34ª).

Le prime due appendici toraciche sono in forma di piedi nuotatori; alla prima di queste corrisponde un' appendice epipodiale; il 3º piede toracico ha pure due distinti rami, però è sprovvisto di setole; al medesimo corrispondono un' appendice epipodiale ed una branchia della serie b di Claus; il 4º è terminato da una chela ed ha due branchie della serie b e c; il 5º ed il 6º hanno una sola appendice branchiale della serie c', il 7º e l'8º sono senza branchie.

L'addome è diviso in 6 segmenti, dei quali il 2º, 3º, 4º e 5º al disotto della cuticola chitinosa mostrano il primo abbozzo dei pleopodi.

A differenza degli Inachidi e Majidi, i Parthenopidi escono dall' uovo (fig. 64) presentando dietro al secondo piede nuotatore soltanto una piccola gemma come primo abbozzo del 3º piede mascellare dell' adulto; nelle antenne esterne non si è ancora sviluppato il ramo interno, nell' addome, al disotto della cuticola chitinosa, non si ha alcun accenno dei pleopodi.

I Parthenopidi quindi, prima di arrivare allo stadio di Metazoëa (fig. 66), devono passare per un secondo stadio larvale (fig. 65), nel quale dovranno presentarsi le stesse condizioni di sviluppo del corpo e delle appendici che si osservano in tutti gli altri Oxyrhynchi al momento che escono dall' uovo. I Parthenopidi hanno dunque tre distinte fasi di Zoëa, mentre gl' Inachidi e Majidi ne hanno soltanto due.

P. Nella seconda fase di Zoëa (Metazoëa), la forma del corpo e delle sue appendici è identica a quella della fase precedente.

Le antenne interne però nella parte basilare rigonfia (fig. 54, 67) mostrano l'orifizio del sacco uditivo, sono divise in tre articoli ed hanno due flagelli terminali: uno principale coi filamenti olfattivi, ed uno accessorio con due setole.

Digitized by Google

Nelle antenne esterne il ramo interno (*ri*), al disotto della cuticola, è diviso in più articoli; un rudimento del ramo esterno (*re*) dovrà ancora persistere nello stadio successivo (fig. 48ª), rudimento, che nello stadio postlarvale sporge all' angolo esterno dell' articolo basilare sotto forma di processo spinoso (fig. 48ᶜ).

Nelle mandibole si è sviluppato un piccolo palpo (fig. 32ᵇ).

Il ramo esterno dei piedi nuotatori non ha più 4 ma 6 lunghissime setole, tutte le restanti appendici toraciche sono maggiormente sviluppate e mostrano un accenno di suddivisione in più articoli.

L'addome è diviso in 7 distinti segmenti, il telson si è separato dal 6º segmento.

Nelle preparazioni con acido osmico la divisione del segmento anale si osserva attraverso la trasparente cuticola anche nella fase precedente, per cui bisogna concludere che tra una fase larvale ed un' altra accade una sola muta. Questa divisione però io non ho potuto osservare distintamente nella Zoëa degli Inachidi, quantunque nel segmento anale (fig. 74) si osservino i pleopodi del 6º segmento. Non avendo potuto esaminare alcuna fase di Metazoëa nei medesimi, devo lasciare insoluta la questione se durante questa fase si sviluppi negli stessi quel piccolissimo rostro che si osserva nella fase successiva, e se l'addome sia diviso in 7 distinti segmenti come in tutte le Metazoëe finora conosciute, oppure in 6 per effetto della fusione del telson col 6º segmento come in tutte le altre fasi larvali degli Inachidi medesimi.

Q. Nella terza fase larvale (Megalopa), l'aspetto generale del corpo è del tutto differente, perocchè da una forma esclusivamente natante (Zoëa) si passa ad un' altra, nella quale tutte le appendici cefaliche e toraciche hanno la medesima conformazione ed il medesimo ufficio che nell' adulto.

La spina rostrale si è in gran parte atrofizzata (*Herbstia*, fig. 53), oppure è sviluppata presso a poco come nella fase precedente (*Maja*, *Pisa*, fig. 28, 43), e nello *Stenorhynchus* (fig. 72) è rappresentata da un piccolissimo dente mediano nella fronte, il quale comincia ad incurvarsi in basso per formare più tardi un setto tra le due antennule (fig. 80 *rp*).

La spina dorsale persiste immutata nella Megalopa dello *Stenorhynchus*, è rappresentata da un semplice rudimento in quella della *Maja* e della *Pisa* ed è totalmente scomparsa in quella dell'*Herbstia*. Nella Megalopa dello *Stenorhynchus*, all' innanzi di questa spina il tegumento dello scudo si estroflette per formare

Digitized by Google

due gibbosità che s'estendono in due lunghe corna (fig. 80), e in quella della *Maja* si osservano delle piccole prominenze mammellonari disposte in duplice serie.

Le antenne interne hanno la stessa conformazione che si osserva nell' adulto (fig. 31[c] e 48[b]); il flagello principale è diviso in più articoli.

Nelle antenne esterne il primo articolo del peduncolo (fig. 31[c], 48[b]) conserva un rudimento della spina mobile, il ramo interno è diviso in 6 articoli, dei quali i due primi formano rispettivamente il 2° ed il 3° articolo del peduncolo, i rimanenti il flagello.

Comparando le antenne dei Macruri a quelle dei Brachyuri, nei primi la porzione peduncolare è sempre divisa in 4 articoli, mentre nei secondi è costantemente divisa in 3, perchè i due articoli della protopodite si sono saldati tra loro.

Nelle mandibole il palpo è diviso in 3 articoli come nell' adulto (fig. 77[c]); dal margine tagliente sono scomparsi i denti; il lobo interno si è trasformato in un dente assai forte nella superficie triturante.

Nel 1° paio di mascelle (fig. 33[b]) il palpo si è in parte atrofizzato e non è diviso in articoli nello *Stenorhynchus*; nel 2° paio il palpo ha perduto la sua primitiva articolazione e si è saldato colla lacinia interna (fig. 34[b]).

I primi 3 piedi toracici si sono trasformati in piedi mascellari, i due articoli della protopodite sono divenuti lacinie masticatrici nel primo, si sono saldati tra di loro nel secondo; il ramo interno si è trasformato in una lamella trigona nel primo, si incurva a ginocchio ed è diviso in 5 articoli nel secondo, si è trasformato in un opercolo nel terzo piede mascellare; il ramo esterno col suo articolo basilare sporge a lato del ramo interno, mentre il terminale si è trasformato in un flagello (fig. 35[a], 36[a], 37[a] e 49—51).

Il 4° piede toracico è divenuto chelopodo ed i 4 successivi piedi ambulatori, i medesimi sono divisi in 7 articoli.

Il numero delle appendici branchiali è completo, come nell'adulto, soltanto che nel 2° piede mascellare esistono due appendici e nello *Stenorhynchus* una sola appendice epipodiale.

L'addome ha 5 paia di pleopodi provisti ciascuno, con eccezione dell' ultimo, di un piccolo ramo interno con dei peli ripiegati ad uncino (retinaculum). La Megalopa dello *Stenorhynchus* non ha telson nè lamine laterali, e l'addome è diviso in soli 6 segmenti.

Digitized by Google

R. Nella quarta fase larvale (stadio postlarvale), la forma del corpo si ravvicina a quella dell' adulto (fig. 29, 44, 45); il rostro primitivo (*rp*) si è ripiegato ad uncino tra le due antennule per saldarsi ad un processo mediano dell' epistoma onde costituire un setto tra le medesime (fig. 48e e 81); ai lati del rostro primitivo comincia a svilupparsi il rostro secondario (*rs*); la forma e la disposizione di tutte le appendici cefaliche e toraciche sono simili a quelle dell'adulto; nell' addome esistono ancora 5 paia di pleopodi, però sprovvisti di un interno retinaculum.

Negli Inachidi, si è sviluppata un' altra appendice epipodiale nel secondo piede mascellare, la formula branchiale è quindi la seguente:

	a	b	c	c′	
6° Segm.	Ep	0	0	0 =	Ep
7° Segm.	Ep + 1 (*r*)	0	0	0 =	Ep + 1
8° Segm.	Ep + 1	1	1	0 =	Ep + 3
9° Segm.	0	1	1	0 =	2
10° Segm.	0	0	0	1 =	1
11° Segm.	0	0	0	1 =	1
12° Segm.	0	0	0	0 =	0
13° Segm.	0	0	0	0 =	0
	3 Ep + 2	+ 2	+ 2	+ 2 =	3 Ep + 8.

In tutti gli altri Oxyrhynchi (*Amathia*, *Ergasticus*, *Maja*, *Pisa*, *Lambrus*), si è sviluppata un' altra branchia della serie e nel secondo piede mascellare, per cui la formula branchiale in questi ultimi è quale si osserva nelle forme tipiche dei Brachyuri[1].

S. Nello stadio adulto, l'addome si modifica in rapporto al sesso e risulta di 7 segmenti nei Majidi, di 6 negli Inachidi per effetto della fusione del telson col 6° segmento, di 6 nell' *Acanthonyx* per effetto della fusione del 5° col 6° segmento.

I pleopodi si modificano nel modo già da me indicato a proposito dello sviluppo dei Portunidi.

In alcuni casi intanto (*Maja*), l'addome si modifica assai poco nella femina ed è sempre più ristretto di quello che si osservi nelle condizioni normali; i pleopodi sono anche meno sviluppati. Esaminando queste femine, non si riscontra nelle medesime traccia alcuna di organi sessuali, per cui molto probabilmente trattasi di castrazione in seguito a parassitismo.

[1] Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. 1885 pag. 78.

Digitized by Google

Sviluppo degli organi.

(Tavola 36.)

Come ho esposto nel primo capitolo, il primo abbozzo dell' embrione si presenta in forma di disco. Gli elementi di questo disco sono cellule schiacciate poligonali aventi un grosso nucleo centrale rotondo contenente nell' interno dei minuti granuli ed uno o due nucleoli. Nel centro di questo disco le cellule sono più approssimate le une alle altre, quivi ha luogo prima un sollevamento (Keimhügel) e quindi una leggera depressione (fig. 89) in forma di fovea discoidale.

Questa depressione rappresenta la gastrula. Le cellule del fondo di essa hanno gli stessi caratteri di quelle che circondano il blastoporo, e queste non differiscono da quelle blastodermiche se non per il fatto di trovarsi più approssimate le une alle altre e di non avere un distinto contorno. Anche nelle sezioni si osservano i medesimi fatti (fig. 89bis).

Nella fase **B**, comincia il differenziamento cellulare; attorno all'orifizio della gastrula le cellule manifestano un' attiva proliferazione ed alcune mostrano un distinto fuso nucleare, altre la placca equatoriale, altre infine il diastro nucleare. Nella fig. 90 io ho rappresentato alcune di queste cellule (*Ect*[1]) in diverse fasi cariocinetiche. Al disopra dell' orifizio gastrulare verso la futura faccia ventrale dell' embrione, le cellule (*Ect*[2]) hanno un altro carattere, cioè sono piccole cellule senza distinto contorno aventi un nucleo rotondo contenente dei minuti granuli.

Anche nelle sezioni (fig. 90bis), il fondo della gastrula manifesta un' attività cellulare: le cellule sono quivi disposte in più strati, alcune di queste (*Ent*) si distaccano dal fondo della gastrula, assumono un carattere ameboide e migrano nel vitello. Queste cellule migratorie hanno forma e dimensioni differenti: alcune sono rotonde, altre oblunghe e provviste di prolungamenti radiari; esse hanno un grosso nucleo che si colora intensamente col carminio. Queste cellule o si trovano disseminate tra gli elementi del vitello nutritivo, oppure inglobate nei globuli vitellini.

Nella fase **C**, una sezione trasversale della gastrula (fig. 91bis) mostra lo stesso aggruppamento periferico di cellule attorno all' orifizio della gastrula; questo è divenuto più ristretto, però ha conservato la sua forma ovoidale (fig. 91) ed occupa il punto mediano dell' orlo inferiore sinuoso della placca toraco-addominale. Al disotto del

Digitized by Google

cumulo periferico di cellule si osserva una maggior quantità di cellule che, distaccandosi dal fondo della gastrula tendono a migrare nel vitello.

Nella fase **D**, l'orifizio della gastrula si apre all' indietro della biforcazione della placca toraco-addominale. Una sezione sagittale dell' embrione in questo stadio (fig. 94) mostra lo stesso cumulo periferico di cellule attorno all' orifizio gastrulare descritto nelle due fasi precedenti. Le cellule sono quivi disposte in più strati, quelle periferiche sono fusiformi (*Ect*^{1}) con un grosso nucleo centrale in fase cariocinetica, quelle situate al disotto sono o fusiformi o rotonde ed al pari delle prime hanno il protoplasma granuloso. Al disotto di questi due strati di cellule disseminate in una sostanza minutamente granulosa molto rifrangente la luce (sostanza che Reichenbach denomina scrum), esistono altre cellule con caratteri ameboidi, alcune grosse (*Mes*^{1}), altre piccole (*Mes*^{2}). Queste, viste a forte ingrandimento, hanno una forma rotonda, sono pallide ed hanno il protoplasma omogeneo; nelle prime il nucleo è grosso e rotondo e contiene uno o due nucleoli, nelle seconde invece è piccolissimo. Allo innanzi di questo aggruppamento di cellule s'invagina il proctodaeum (*Prt*). Le pareti di quest' invaginazione risultano formate di un semplice strato di piccole cellule (*Ect*^{2}); al disotto di questo strato di cellule si veggono prodursi per scissione degli altri elementi cellulari grossi e piccoli simili a quelli esistenti al disotto della depressione blastoporica.

Nello stadio **F**, una sezione sagittale dell' embrione (fig. 95) mostra il medesimo cumulo periferico di cellule (*Ect*^{1}) corrispondente alla primitiva depressione blastoporica. All' innanzi del cumulo sporge la papilla addominale; il proctodaeum (*Prt*) termina a cul di sacco nel centro di questa papilla. Nell' interno del vitello le cellule (*Ent*), che si sono distaccate dal fondo della gastrula negli stadi precedenti, formano una rete a larghe maglie coi loro prolungamenti radiari; un altro cumulo di cellule (*Mes*), alcune grandi, altri piccole e con protoplasma omogeneo, si trovano disseminate nel siero attorno al proctodaeum. Cellule consimili si osservano ancora lungo la linea mediana ed in vicinanza dello stomodaeum (*Std*). Queste cellule, esaminate in una sezione trasversa dell' embrione, formano dei grandi ammassi in vicinanza dello stomodaeum; esse si originano per scissione da due bandelette laterali ai lati della linea mediana del corpo.

Nello stadio **G** (fig. 96), l'area embrionale è ridotta quasi ad un terzo di quella della fase precedente. Esaminando l'embrione in

Digitized by Google

sezione sagittale si vede che persiste ancora un residuo (*Ect*[1]) del primitivo cumulo periferico di cellule. Il proctodaeum termina ancora a cul di sacco nel centro della papilla addominale. Le cellule migranti nel vitello (*Ent*) formano una rete a maglie ancora più larghe, le quali limitano un' area quasi circolare. Come nella fase precedente, attorno al proctodaeum ed allo stomodaeum vi sono delle cellule (*Mes*) grandi e piccole con protoplasma omogeneo. Cellule consimili si trovano all' interno dell' ispessimento ventrale dell' embrione.

Nello stadio **H**, il proctodaeum non termina più a cul di sacco, come nelle due fasi precedenti, e si estende per tutta la lunghezza della papilla addominale. Nell' interno del vitello le cellule migranti (*Ent*) si trovano in vicinanza della periferia, ma un cumulo di esse è verso il centro dell' uovo in prossimità dell' ispessimento ventrale (fig. 97). Esse sono sprovviste di prolungamenti radiari, sono rotonde ed hanno un nucleo pure rotondo od ovale contenente uno o due nucleoli. Attorno a queste cellule il vitello si è ridotto ad una poltiglia di granuli molto rifrangenti la luce (serum).

Anche nello stadio **I** (fig. 98), persiste un tale cumulo in vicinanza dell' ispessimento ventrale, le cui cellule come nella fase precedente sono disseminate nella poltiglia sierosa. Tutte le cellule migranti nel vitello (*Ent*) si trovano alla periferia. Sul dorso dell'embrione, all' interno di un ispessimento ectodermico, dal quale si svilupperà la futura spina dorsale, esiste un cumulo di cellule (*Mes*) alcune grosse, altre piccole, con protoplasma omogeneo, le quali hanno gli stessi caratteri di quelle esistenti nelle fasi precedenti in corrispondenza della depressione blastoporica.

Anche nello stadio **K**, si osserva la presenza di questo cumulo di cellule; esse però sono divenute piccolissime, ma conservano gli stessi caratteri di prima. Le cellule migranti nel vitello in questo stadio (fig. 100) hanno formato le pareti di un grande sacco, nell' interno del quale gli elementi nutritivi del vitello sono disposti in forma di piramidi (piramidi secondarie di REICHENBACH); esso è il grande sacco epatico, e si trova in rapporto, da un lato collo stomodaeum, e dall' altro col proctodaeum. Nell' interno del vitello nutritivo si hanno ancora degli elementi cellulari, però non accumulati in un punto ma dispersi qua e là nella sostanza vitellina.

Esposti così in succinto i primi momenti del periodo embrionale conviene tenere una più larga discussione intorno ai medesimi.

Come si devono interpretare i fatti qui sovraesposti?

Come legge costante dello sviluppo anche nei Crostacei tende a

Digitized by Google

formarsi una gastrula. Questa si forma effettivamente per invaginazione in quelle specie che escono presto alla vita libera (*Lucifer*)[1]. Anche nei Peneidi, i quali si sviluppano per Nauplius, e l'uovo dei quali dovrà per conseguenza avere una scarsa quantità di vitello nutritivo, si dovrà con molta probabilità formare una gastrula tipica per invaginazione.

In tutti gli altri Decapodi, il processo d'invaginazione si arresta ad un certo limite (*Astacus*, *Palaemon*) e scompare del tutto nella *Maja*. Qui non ha luogo una vera invaginazione, perocchè il vitello nutritivo trovandosi in grande quantità si oppone a questo processo, ma invece si forma, prima un leggero sollevamento, e quindi una leggera depressione del disco germinale.

In conseguenza di ciò il processo di differenziamento dei foglietti embrionali rimane profondamente modificato. L'entoderma non si trova qui disposto in uno strato di cellule per costituire le pareti dell' intestino primitivo, il mesoderma non si sviluppa in corrispondenza del properistoma, per adottare un' espressione di Haeckel[2], vale a dire nell' orlo di ripiegamento (Umschlagsrand) del blastoderma, dove l'ectoderma passa in entoderma. Ma invece, colla formazione del disco germinale e della depressione gastrulare o blastoporica, si ha un' attiva proliferazione cellulare in questa zona di blastoderma che si è per la prima differenziata e che io denomino perciò ectoderma primitivo (*Ect*[1]) in opposizione all' ectoderma secondario (*Ect*[2]) che si osserva in seguito nell' embrione.

In sostanza, l'ectoderma primitivo, costituito di cellule di forma e dimensioni differenti, perchè in istato di proliferazione, non differisce dall' ectoderma secondario; tal nome accenna semplicemente al fatto che in questo punto del blastoderma e propriamente nell' area blastoporica ha luogo il primo differenziamento dei foglietti embrionali.

Come conseguenza di questa proliferazione cellulare si ha un accumulo di cellule sotto il disco. Alcune di queste (*Ent*) si distaccano dal fondo della depressione gastrulare e migrano nel vitello. Queste si trovano in principio abbondanti nel centro di esso, in seguito si portano alla periferia per formare le pareti del grande sacco cpatico.

Il risultato finale è identico a quello che si osserva nell' *Astacus*, dove il disco entodermico (Entodermscheibe), differenziatosi alla

[1] Brooks, W. K., *Lucifer*. A Study in Morphology. in: Phil. Trans. Vol. 173 1882.

[2] Haeckel, E., Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. in: Jena. Zeit. Naturw. 9. Bd. 1875 pag. 450.

Digitized by Google

periferia, s'invagina verso il centro dell' uovo in forma di sacco, il quale si mette in seguito in rapporto col proctodaeum. Le cellule di questo sacco si portano gradatamente alla periferia e circondano gli elementi del vitello nutritivo disposto in forma di piramidi (piramidi secondarie) giusta quanto si osserva nella *Maja* (fig. 98 e 100). In sostanza, la differenza sta in ciò che, impedendo il vitello di nutrizione l'invaginazione gastrulare, le cellule sono obbligate a migrare. A tal uopo esse hanno acquistato dei caratteri ameboidi e sono provvisti di prolungamenti speciali in forma di raggi coi quali possono penetrare nel vitello onde portarsi sul dorso dell' embrione.

Che cosa rappresentano dunque queste cellule? Come P. Mayer ha notato nell' *Eupagurus*[1] e Ishikawa[2] nell' *Atyephyra*, esse rappresentano esclusivamente l'entoderma.

Nel recente lavoro di Weldon (v. sopra pag. 533) sullo sviluppo del *Crangon* l'autore a pag. 353 così si esprime: »Io sono inclinato a riguardare il complesso di queste cellule invaginate (tanto quelle esistenti alla periferia, quanto quelle migranti nel vitello) come formanti l'entoderma«; ed a pag. 355: »in una sezione anteriore le larghe cellule entodermiche si veggono divenire continue colle piccole cellule della placca ventrale. Egli è possibile che questa apparente fusione tra l'entoderma e l'ectoderma sia puramente accidentale, però è parimenti possibile che questa sia l'indizio di un prolungamento ventrale del blastoporo.«

Weldon non ha però seguito l'ulteriore destino di questo cumulo di cellule periferiche esistente in corrispondenza dell' area blastoporica, non poteva quindi risolvere la questione. Esse rappresentano invece ectoderma genuino (*Ect*[1]), come lo dimostrano le figure 94, 95 e 96.

Anche P. Mayer ha pur riconosciuto che questo gruppo di cellule, che hanno dato prima origine all' entoderma, appartengono più tardi al foglietto esterno (pag. 237).

La questione della genesi dell' entoderma da cellule distaccantesi dal fondo della gastrula e migranti nel vitello si trova in rapporto con un' altra questione abbastanza discussa sulla presenza di alcuni elementi cellulari vitellini, i quali avrebbero un' origine ed un ufficio ben diverso da quello che ho di sopra annunciato.

[1] Mayer, Zur Entwicklungsgeschichte ecc. pag. 239.

[2] Ishikawa, C., On the Development of a Freshwater Macrurous Crustacean, *Atyephyra compressa* De Haan. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 25 1885 pag. 412.

Digitized by Google

Prescindendo dall' opinione sul modo di formazione di questi elementi indipendentemente dai nuclei di segmentazione, opinione sostenuta da Lankester nell' uovo dei Cefalopodi e che non ha ricevuto un' effettiva conferma, Balfour nel suo trattato di Embriologia ammette come probabile che non tutti i nuclei esistenti nel vitello e provenienti dalla divisione del primo nucleo di segmentazione prendano parte alla formazione del blastoderma, ma che qualcuno resti nell' interno del vitello per formare il nucleo delle sfere vitelline.

Nusbaum[1] nella *Mysis* ammette invece che le cellule vitelline si formano esclusivamente da quel cumulo di cellule esistente in corrispondenza del disco germinale e che migrano nel vitello. Esse non hanno secondo l'autore alcuna importanza nella formazione dell' entoderma, ma il loro ufficio esclusivo è quello di digerire il vitello. Egli quindi le considera come degli elementi ento-mesodermici rudimentali (?) i quali avrebbero la proprietà dei fagociti, donde il nome di vitellofaghe (pag. 161).

Qualunque possa essere il valore delle osservazioni fatte dai diversi autori sull' apparizione precoce delle cellule vitelline e l'importanza che avrebbero questi elementi negli Insetti, egli è certo che nella *Maja* nessun elemento comparabile a quelli sovracitati si trova durante il periodo della segmentazione. Nello stadio di perimorula e periblastula tutti i nuclei vitellini e provenienti dal primo nucleo di segmentazione si trovano alla periferia: nessun nucleo persiste nell' interno che non pigli parte alla formazione del blastoderma. Invece tutti gli elementi cellulari che sono nell' interno del vitello dopo i primi cambiamenti avvenuti nel blastoderma provengono dal disco germinale.

Quale è il destino ulteriore di queste cellule?

Come ho già detto di sopra, esse, distaccandosi dal fondo della gastrula, assumono un carattere ameboide e sono provviste di prolungamenti radiari (fig. 95 e 96), coi quali migrano nell' interno della massa vitellina. Nello stadio F, queste cellule coi loro prolungamenti formano una rete triangolare (fig. 95); nello stadio G, le maglie di questa rete, divenute più larghe (fig. 96), limitano uno spazio quasi circolare, e nello stadio I (fig. 98), quasi tutte queste cellule sono già pervenute alla periferia e si trovano al disotto del blastoderma. Nello

[1] Nusbaum, J., L'embryologie de *Mysis chameleo* (Thompson). in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 5 1887.

Digitized by Google

stadio K (fig. 100), quasi tutte, riunite in una membrana, formano le pareti di un sacco racchiudente gli elementi nutritivi del vitello in forma di piramidi (piramidi secondarie di Reichenbach), che è il grande sacco epatico.

Un cumulo di queste cellule persiste intanto verso il centro dell' uovo al disotto dell' ispessimento ventrale dell' embrione. Viste a forte ingrandimento esse si presentano cogli stessi caratteri di quelle ordinarie dell' entoderma, sono rotonde e non hanno però dei prolungamenti radiari. Una sezione trasversale dell' embrione nello stadio H (fig. 97) fa vedere la disposizione di questo cumulo. Nello stadio I, una sezione sagittale dell' embrione (fig. 98) mostra un consimile cumulo centrale di cellule entodermiche, le quali nello stadio M (fig. 99) formano le pareti ventrali del sacco epatico; persistono però ancora degli elementi cellulari entodermici nell' interno del vitello, come P. Mayer ha ben notato nell' *Eupagurus*. Nell' ultimo periodo embrionale invece nessun elemento cellulare si riscontra in quel residuo di sostanza vitellina contenuto nell' interno dei ciechi epatici (fig. 103).

Bisogna quindi concludere che tutti gli elementi cellulari distaccatisi dal fondo della gastrula e migrati nel vitello entrano nella formazione del grande sacco epatico e perciò rappresentano l'ipoblasto, come Bobretzky[1] ha dimostrato nell' *Oniscus murarius*.

Però queste cellule entodermiche hanno esclusivamente l'ufficio di formare il grande sacco epatico?

A questa domanda io non posso rispondere direttamente. Esaminando infatti quel cumulo di cellule esistente in vicinanza dell'ispessimento ventrale, si osserva che quivi il vitello è ridotto in un detrito di minuti granuli rifrangenti fortemente la luce, granuli che circondano questi elementi cellulari. Parimenti le cellule migranti, tanto nell' interno del vitello, quanto alla periferia, sono sempre circondate ciascuna da un' areola trasparente che manda di qua e di là dei prolungamenti, la quale areola si risolve in ultimo in un detrito granuloso. Esaminando infine le cellule che sono disposte in uno

[1] Bobretzky, N., Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. in: Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874. A pag. 185 l'A. così si esprime: »i foglietti mediano ed interno pigliano origine dal disco germinativo, le cellule di quest' ultimo foglietto migrano nel vitello e formano il germe dell' intestino medio (Darmdrüsenkeim).«

Digitized by Google

strato per formare le pareti del grande sacco epatico, si vede che il vitello è quivi ridotto ad una poltiglia di minuti granuli.

Bisogna quindi concludere che queste cellule entodermiche abbiano la facoltà di modificare il vitello o che abbiano ancora delle proprietà vitellofaghe, se si vuol adottare questa espressione.

Dopo aver parlato dell' entoderma, bisogna venire a trattare del mesoderma. La genesi di esso, la quale nel *Penaeus* (?) secondo Haeckel, nell' *Astacus* giusta le osservazioni di Bobretzky e di Reichenbach, nel *Palaemon* secondo Bobretzky e nell' *Atyephyra* secondo Ishikawa ha luogo primitivamente in corrispondenza dell'orlo della perigastrula, rimane non ispiegata da P. Mayer nell'*Eupagurus*.

Reichenbach ammette che il germe mesodermico (Mesodermkeim) si trova innanzi della plica entodermica e che risulta di cellule grosse e piccole, le quali, sia per la loro forma che per la loro grandezza, mostrano un rapporto di dipendenza dalle cellule esterne del blastoderma situate nell' orlo della bocca primitiva. Questo germe mesodermico, il quale si mostra simultaneamente alla plica formata dall' invaginazione gastrulare, si estende in seguito con disposizione bilaterale e forma dei grossi ammassi di cellule. Nello stadio O, il mesoderma lascia riconoscere due sorta di elementi: cellule primarie e secondarie, le quali ultime darebbero origine agli elementi del sangue e sarebbero di provenienza entodermica, in opposizione alle cellule del mesoderma primario che provengono dall' ectoderma.

Nusbaum dimostra che il mesoderma nella *Mysis* si sviluppa su tutta la lunghezza delle due metà ispessite della bandeletta ventrale tra il disco caudale ed i lobi ottici. Sulla superficie di queste parti ispessite si trovano al disotto dell' ectoderma cellule mesodermiche, le quali si formano per divisione delle cellule dell' ectoderma primitivo in direzione tangenziale o raggiata, od ancora dalle cellule ectodermiche totali che s'invaginano sotto forma di cuneo al disotto del foglietto esterno.

Recentemente Weldon dimostra che il mesoderma nel *Crangon* si sviluppa primitivamente dalle cellule ectodermiche della placca ventrale, in opposizione alle vedute di Kingsley[1], il quale ammette che il mesoderma primitivo si sviluppi ai lati dell' invaginazione entodermica da quelle stesse cellule che stanno intorno alla bocca del

[1] Kingsley, The Development of *Crangon vulgaris*. Second paper. in: Bull. Essex Inst. Vol. 18 1887 pag. 110—111. tav. 1 fig. 9.

Digitized by Google

blastoporo e che migrano nel vitello. Secondo il medesimo autore il mesoderma in seguito si estende all' innanzi in forma di due larghe bande al disotto del canale alimentare lungo la linea mediana, però non oltre la regione toracica.

Bumpus[1], in ultimo, pochissimo sa dire sull' origine del mesoderma, però egli ammette che nell' *Homarus* questo foglietto si formi nel punto dove l'ectoderma si trova fuso (?) coll' entoderma.

Per quanto rignarda la *Maja*, le mie osservazioni concordano completamente con quelle fatte da Bobretzky nell' *Oniscus*: il mesoderma primitivamente si sviluppa da quel medesimo cumulo di cellule esistente al disotto della depressione blastoporica, dal quale prende origine l'entoderma. Al disotto di questo cumulo si osservano dei grossi elementi cellulari con protoplasma omogeneo, con un grosso nucleo rotondo contenente due nucleoli (*Mes*[1]), le quali rappresentano le cellule iniziali del mesoderma. Tra queste grosse cellule ve ne sono delle assai piccole, però in minor numero, le quali hanno una forma sferica ed un piccolissimo nucleo e si originano per scissione dalle cellule del mesoderma primario. Consimili elementi cellulari si osservano (fig. 94) all' innanzi dell' invaginazione del proctodaeum, e queste provengono direttamente dalle cellule dell' ectoderma secondario.

Nessun elemento ho io potuto riscontrare comparabile a quelli indicati da Reichenbach col nome di »schaumigen Elemente des weißen Dotters«.

Il mesoderma comparisce per la prima volta nello stadio D; la sua ulteriore diffusione nello stadio E procede con disposizione regolare simmetrica da due bandelette laterali in modo conforme a quanto Weldon ha osservato nel *Crangon*. Esaminando l'embrione in sezione trasversa in questo periodo, si veggono delle cellule mesodermiche grandi e piccole, le quali si originano per scissione dalle cellule delle due metà ispessite della bandeletta ventrale. Nello stadio G, si trovano cellule mesodermiche lungo tutta la superficie ventrale interna dell' embrione (fig. 96) e nello stadio L ed M, vi è un cumulo di cellule mesodermiche all' interno di quell' ispessimento dorsale, dal quale si svilupperà la spina dorsale della Zoëa. Queste cellule mesodermiche, come io ho potuto stabilire nelle sezioni, non si trovano quivi arrivate per migrazione, ma si formano in situ per

[1] Bumpus, H. C., The Embryology of the American Lobster. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 1891 pag. 237.

Digitized by Google

scissione delle stesse cellule ectodermiche dell' ispessimente dorsale (fig. 98).

Bisogna quindi concludere che il mesoderma abbia un' origine assai diffusa: esso si sviluppa primitivamente da quel cumulo di cellule periferiche esistente in corrispondenza della depressione blastoporica, e dalle due metà ispessite della bandeletta ventrale, ed in seguito con direzione tangenziale e raggiata si sviluppa da tutte le cellule ectodermiche esistenti alla superficie ventrale, laterali e dorsale dell' embrione.

È però certo che il mesoderma si sviluppi esclusivamente in dipendenza delle cellule ectodermiche?

A questa domanda io non posso rispondere direttamente. A me sembra che molti elementi entodermici, segnatamente quelli che persistono nell' interno del vitello nutritivo, dopo la formazione del grande sacco epatico, possono dar origine agli elementi del sangue. Le mie osservazioni a questo riguardo sono però insufficienti.

Dopo aver parlato dello sviluppo dei foglietti embrionali credo necessario tener parola dello sviluppo degli organi ed in primo luogo del sistema nervoso.

Sistema nervoso. La disposizione caratteristica del sistema nervoso nei Crostacei come di quello di tutti gli animali articolati trova una interpretazione in condizioni speciali dello sviluppo.

Come ho già dimostrato nel primo capitolo, l'embrione si sviluppa con tre abbozzi diversi, cioè i lobi cefalici e la placca toraco-addominale (tav. 34 fig. 14). Nella fase successiva (fig. 15), queste tre arce germinali si trovano riunite a forma di triangolo colla base rivolta in avanti, che limita un' area blastodermica non ancora differenziata. Verso il centro di quest' area si apre più tardi lo stomodacum (fig. 17). Col suddividersi dei lobi cefalici (fig. 16, 17, 18) compariscono tre ispessimenti dell' epiblasto, in forma di cercine su ciascun lato della linea mediana (fig. 20), che rappresentano i futuri gangli cerebrali; due ispessimenti consimili si osservano alla base delle mandibole e sono i futuri gangli mandibolari. Nello stadio G (fig. 19), al disopra dell' orifizio boccale comincia a comparire un solco mediano prodotto da un' introflessione dell' epiblasto; un altro solco si ha tra gli occhi ed il futuro cervello; la formazione però di tre paia distinte di gangli cerebrali ha luogo nello stadio successivo (fig. 20).

Lo sviluppo dei gangli cerebrali e dei gangli mandibolari si

Digitized by Google

presenta come una formazione continua dall' avanti all' indietro, giusta quanto Reichenbach ha osservato nell' *Astacus*; tuttavia, tenendo conto dei tre abbozzi embrionali primitivi, bisogna riconoscere che lo sviluppo del cervello è indipendente da quello della catena ventrale.

Lo sviluppo ulteriore della catena ventrale ha luogo per due ispessimenti laterali dell' epiblasto. In principio essa non presenta alcun carattere segmentale e risulta formata da un cumulo di piccole cellule simili a quelle dell' ectoderma genuino. Tra queste, in un periodo più avanzato dello sviluppo, si osservano dei grossi elementi cellulari (*Cg*, fig. 100) quali furono osservati da Reichenbach nell' *Astacus* e da Nusbaum nella *Mysis*; nell' adulto si trasformano secondo Reichenbach in grosse cellule ganglionari (große Ganglienzellen).

Lo sviluppo dei gangli ha luogo regolarmente dall' avanti all'indietro; ultimi a comparire sono diffatti i gangli addominali, come lo dimostrano le fig. 100 e 101 (tav. 36). In ciò si ha una conferma della legge di sviluppo degli animali metamerici formulata da Claus.

Nello stadio M, i gangli della catena ventrale si trovano disposti in duplice serie lungo la linea mediana del corpo; i gangli di un lato sono in rapporto con quelli del lato opposto per mezzo di gruppi di piccole cellule; anche i gangli sovraesofagei stanno in connesso con quelli della catena ventrale per mezzo di un altro gruppo. Col differenziarsi degli elementi nervosi questi gruppi formano le commessure ed i connettivi dei gangli.

Nell' ultimo periodo embrionale, sul connettivo che riunisce i gangli mandibolari a quelli del secondo paio di antenne si osserva un piccolo cumulo di cellule che è il futuro ganglio esofageo o commessurale[1].

Tanto in questa epoca, quanto nella Zoëa, oltre le 3 paia di gangli cerebrali si contano 11 paia distinte di gangli appartenenti alla catena toracica e 6 paia di gangli addominali.

I gangli della catena toracica hanno presso a poco la medesima grandezza, mentre quelli della catena addominale sono piccolissimi, senza distinte commessure, riuniti tra di loro per mezzo di lunghi connettivi. A differenza di quanto si osserva nell' adulto, la catena ventrale della Zoëa di *Maja* è perforata dall' arteria sternale.

Nello stadio di Megalopa, scomparisce la catena gangliare

[1] Viallanes, H., Recherches comparatives sur l'organisation du cerveau dans les principaux groupes d'Arthropodes. in: C. R. Soc. Biol. Paris (9) Tome 4. 1892 pag. 354.

Digitized by Google

nell' addome, e questo come nell' adulto (fig. 106) viene innervato direttamente da un piccolo lobo esistente tra i due gangli posteriori della massa toracica. Questo lobo corrisponde alla catena gangliare addominale della Zoëa, mentre il fascio nervoso corrisponde ai nervi dei pleopodi.

Questo carattere, come avrò occasione di discutere più innanzi a pag. 573, apparisce della più grande importanza dal punto di vista morfologico e filogenetico ed è sufficiente a dimostrare in rapporto al significato della Zoëa che la perdita delle appendici nel torace e nell' addome, durante questo periodo di sviluppo, è un fatto puramente larvale.

Una distinta catena gangliare nell' addome si osserva in tutte le fasi di sviluppo dei Macruri, Anomali e Dromiacei, se ancora nei Raninidei io non ho potuto direttamente osservare.

Nei Dromiacei, intanto, la catena gangliare addominale diventa rudimentale nell' adulto, però conserva distinte 6 paia di gangli, mentre nei Brachyuri essa esiste soltanto nella Zoëa e scompare in tutte le successive fasi di sviluppo.

La presenza d'una catena gangliare addominale nelle larve dei Brachyuri, giusta quanto ne riferisce H. M. Edwards[1], venne per la prima volta osservata da Gerbe. Erroneamente però il grande carcinologo francese rappresenta la massa gangliare toracica della *Maja* e del *Carcinus*[2] come formata di un sol disco risultante dalla fusione di tutti i gangli toracici. Quest' errore, che è stato riprodotto nei trattati di Zoologia e di Anatomia di Claus e Lang[3], dipese senza dubbio dal fatto che l'autore ha osservato la massa toracica rivestita dalla membrana sierosa.

La massa gangliare toracica della *Maja* (tav. 36 fig. 106) come quella di tutti i Brachyuri risulta però sempre di 11 paia di gangli; le prime 6, cioè quelle che innervano le mandibole, le mascelle ed i piedi mascellari, sono riunite in un pezzo impari mediano, ed i limiti di separazione dei singoli gangli sono appena visibili nello stato fresco, ma riescono ben distinti nelle sezioni. Le altre 5

---

[1] Milne Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée ecc. Tome 9 1874 pag. 177.

[2] Idem, Histoire naturelle des Crustacés. Tome 1 pl. 11 fig. 5 e 10.

[3] Anche Yung nello studio della struttura intima e delle funzioni del sistema nervoso dei Crostacei Decapodi (in: Arch. Z. Expér. Tome 7 1878 pag. 410 e 411) è caduto nel medesimo errore ch' egli era certamente in obbligo di evitare.

Digitized by Google

paia, quelle cioè che innervano i chelopodi ed i piedi ambulatori, sono al contrario molto sviluppate.

Bouvier[1], in un recente lavoro, ha riparato in parte all' errore di H. M. Edwards. A differenza però di ciò che si osserva nella maggior parte dei Decapodi, la catena ventrale della *Maja* adulta non è perforata dall' arteria sternale.

Occhi. In rapporto collo sviluppo del sistema nervoso bisogna considerare la formazione degli organi visivi.

Gli occhi, al pari delle due prime appendici nauplitiche si sviluppano dai lobi cefalici. Questa condizione nello sviluppo tenderebbe ad accordare ai medesimi tutta l'importanza di vere appendici del corpo; il fatto però per sè stesso è insufficiente a confutare le diverse obiezioni messe avanti da Claus.

Nella prima fase di sviluppo, le cellule che formano l'area dei lobi cefalici non manifestano quella disposizione regolare concentrica che Reichenbach ha ben descritta e figurata nell' *Astacus*. Questa disposizione si osserva in parte più tardi (tav. 34 fig. 15), allorchè i lobi cefalici sono riuniti alla placca toraco-addominale per mezzo dei cordoni laterali. Una sezione dei lobi cefalici nel primo periodo mostra che essi, mentre si sviluppano indipendentemente l'uno dall'altro, risultano ancora di un semplice strato di cellule. Nello stadio successivo (tav. 36 fig. 93), l'area, che prima era piana, in un dato punto s'invagina, le cellule sono quivi disposte in più strati.

Quest' invaginazione (Augeninstülpung), nelle tre fasi successive (tav. 34 fig. 16, 17, 18), viene ad occupare quasi il centro dell' area dei lobi ottici (*Lo*). Nello stadio G (fig. 19), gli occhi hanno la forma di due masse allungate, risultanti di cellule con un grosso nucleo, disposte in serie parallela, e cominciano a separarsi dalla massa cerebrale per mezzo di una depressione dell' ectoderma in forma di solco. Nello stadio H (fig. 20), gli occhi hanno la forma di lobi piriformi e sono ben distinti dai gangli ottici del cervello. Negli stadii I, K e L (fig. 21, 22, 23), vi si distinguono due porzioni ganglionari ed una parte terminale appartenente alla sfera diottrica. Una sezione trasversale dell' occhio in quest' ultimo stadio (tav. 36 fig. 109) mostra due zone di cellule divise tra di loro da una zona più chiara composta di elementi che non si colorano col carminio. La zona periferica consta di cellule oblunghe disposte in due strati, la zona

[1] Bouvier, E. L., Le système nerveux des Crustacés décapodes ecc. in: Ann. Sc. N. (7) Tome 7 1889.

Digitized by Google

ganglionare di piccole cellule rotonde simili a quelle dell' ectoderma genuino; tra queste stanno delle cellule di provenienza mesodermica. Nello stadio M, la zona periferica è composta di più piani di cellule (fig. 110), si estende in continuità diretta coll' epidermide e forma in seguito le faccette corneali, i nuclei di SEMPER ed i coni cristallini. Al disotto di questa, si osserva un' altra zona di cellule oblunghe che formeranno gli elementi delle retinule e dei rabdomi. La zona inferiore diverrà la massa ganglionare dell' occhio. Nello stadio successivo, gli occhi sono provvisti di pigmento.

Sull' origine del pigmento oculare, il quale secondo REICHENBACH ha una duplice provenienza, una ectodermica (strato superiore e mediano) ed una mesodermica (strato inferiore), nulla posso dire attualmente.

Nell' ultimo periodo embrionale, come nella Zoëa (fig. 111), la parte ganglionare dell' occhio è composta di un ganglio retinico (*Glr*) e di 3 gangli ottici (*Glo* I, *Glo* II, *Glo* III).

Le modificazioni che subisce l'occhio nell'adulto in rapporto a quello delle fasi larvali sono le seguenti:

a) riduzione della sfera diottrica e della parte ganglionare ottica; b) maggiore sviluppo del nervo ottico: c) sviluppo dei muscoli destinati al movimento dell' occhio (fig. 111, 112, 113).

Glandola antennale. Essa proviene da una invaginazione dell'ectoderma, la quale comincia a comparire nello stadio G, cresce nelle fasi successive e viene a formare nella Zoëa le pareti di un sacco (tav. 36 fig. 107) risultante di un semplice strato di cellule rotonde simili a quelle dell' ectoderma genuino. Questo sacco cresce durante il periodo larvale, si estende in vicinanza della linea mediana del corpo e manda qua e là delle estroflessioni ed introflessioni. Nella Megalopa, esaminando in sezione le pareti di questo sacco (fig. 108), si osserva che esse sono formate da una membrana di sostegno e da un epitelio cilindrico con delle cellule a distinto contorno, contenenti un nucleo ovale con 3 o 4 nucleoli.

La glandola antennale presenta dapertutto una struttura uniforme, e non è possibile distinguere in questo periodo le diverse parti quali furono osservate da MARCHAL[1] nella *Maja* adulta.

Intestino posteriore. L'intestino posteriore nella sua totalità è un derivato ectodermico, come lo si dimostra, oltrechè per lo svi-

[1] MARCHAL, P., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés décapodes. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 10 1892.

Digitized by Google

luppo, per il fatto che subisce una muta al pari del tegumento cutaneo. Nell'embrione, esso comincia a presentarsi nella fase D (tav. 34 fig. 16 *a*). All' innanzi dell' orifizio gastrulare, e propriamente nel punto mediano dell' orlo inferiore sinuoso della placca toraco-addominale, l'ectoderma, invaginandosi, forma il proctodaeum (tav. 36 fig. 94 *Prt*); questo, nella fase E (fig. 17), si apre nel medesimo punto, però l'orifizio anale tende a spostarsi in avanti. Nelle tre fasi successive (fig. 18, 19, 20), col sollevarsi della papilla addominale l'ano viene ad aprirsi quasi nel centro di questa papilla, l'intestino posteriore (fig. 95, 96) termina però ancora in avanti a cul di sacco. Nella fase I invece, già si apre nel grande sacco epatico. In questa fase, come nelle tre successive, l'ano viene ad aprirsi nella sinuosità forcuta del segmento anale, e soltanto nell' ultima fase embrionale si apre nella faccia ventrale di questo segmento.

Questo cambiamento nei rapporti dell' orifizio anale coll' ultimo segmento dell' addome, il quale apparisce senza alcun dubbio d'una certa importanza filogenetica, perocchè si presenta nelle stesse condizioni nella Protozoëa e nella Zoëa del *Penaeus*, è conseguenza della proliferazione di quella zona di cellule (tav. 36 fig. 102 *Zg*) che Reichenbach chiama zona di gemmazione (Knospungszone). L'intestino posteriore viene così ad occupare tutta l'estensione dell' addome, e nello stadio I, esso si mette in rapporto col grande sacco epatico (fig. 98).

Durante lo sviluppo, si associano attorno all' intestino delle cellule del foglietto medio, le quali formano più tardi gli elementi del connettivo e dei muscoli. Tanto nel periodo embrionale, quanto nella Zoëa, l'intestino posteriore presenta un carattere uniforme: una sezione trasversa mostra che il suo lume è completamente cilindrico. Nello stadio di Megalopa, la parete interna si solleva e forma 6 grosse pliche, tra le quali ne sorgono altre 6 più piccole. In questo stadio, si riconoscono distintamente il connettivo ed i muscoli; però al disotto dell' epitelio chitinogeno nessuna traccia si osserva di ghiandole enzimatiche (salivari?), le quali si sviluppano nell'adulto, quando, cioè, l'intestino posteriore ha acquistato la sua definitiva struttura. Gli elementi istologici dell' intestino posteriore durante il periodo embrionale sono identici a quelli che formano il tegumento, dal quale provengono; nella Zoëa, le cellule (fig. 101 e 104) non presentano alcun contorno distinto; il nucleo è rotondo od ovale e contiene nel suo interno uno o due nucleoli. Al disotto dell' epitelio si trova distinta la membrana di sostegno e sotto di questa delle piccole cellule rotonde od

Digitized by Google

ovali di provenienza mesodermica. Nella Megalopa, le cellule dell'epitelio chitinogeno hanno un distinto contorno; all' esterno della membrana di sostegno, si notano fibre muscolari longitudinali ed annulari, nonchè uno strato di tessuto connettivo. Tranne l'assenza delle glandole enzimatiche, che ho di sopra notata, l'intestino posteriore sin dalla Megalopa presenta nella sua struttura le stesse particolarità anatomiche ed istologiche descritte ed illustrate da FRENZEL[1] nella *Maja* adulta.

Intestino anteriore. Esso si sviluppa più tardi del posteriore. Nella fase E (tav. 34 fig. 17), tra le due antenne superiori vi è una larga invaginazione dell' ectoderma (*B*) in forma di segmento sferico, la quale costituisce lo stomodaeum. Ben presto al disopra di essa l'ectoderma si solleva e costituisce un lembo, il quale va a ricoprire la cavità suddetta (fig. 20 *Ls*). L'orifizio *B* diviene successivamente (fig. 18) quasi triangolare, però colla riduzione dell' area embrionale acquista l'aspetto di una semplice fenditura trasversale (fig. 19). Questa rappresenta la bocca, ed il lembo che ricopre la cavità d'invaginazione è il labbro superiore.

La cavità termina posteriormente a cul di sacco (tav. 36 fig. 95, 96 *Std*), descrive gradatamente una curva e si ripiega in ultimo per portarsi in basso (fig. 98). Nella fase K, una sezione sagittale dell'embrione (fig. 100) mostra che essa si è gia messa in rapporto col grande saeco epatico e che vi si possono distinguere due porzioni: una più sottile in forma di tubo che si apre nell' orifizio boccale (il futuro esofago) ed una più grossa che è il futuro stomaco.

Nell' ultima fase embrionale, la cavità dello stomaco si apre in quella del mesenteron; l'esofago è allora ben distinto dallo stomaco (fig. 101). In questo si riconoscono due parti, una cardiaca ed una pilorica, divise da una semplice strozzatura. Nel punto in cui lo stomaco si unisce al mesenteron, esiste la valvola pilorica (*Vap*). La conformazione dell' esofago nella Zoëa (fig. 101) è quella di un semplice tubo avente la medesima struttura dell' intestino posteriore; il lume di questo tubo in sezione trasversa è completamente cilindrico, però nella Megalopa, vi si trovano 3 grosse pliche digitiformi e tra esse altre 3 più piccole. L'esofago acquista quindi quelle particolarità istologiche ed anatomiche che si osservano nell' adulto.

---

[1] FRENZEL, J., Über den Darmcanal der Crustaceen ecc. in: Arch. Mikr. Anat. 25. Bd. 1885.

Digitized by Google

Nessuna traccia di glandole salivari ho io potuto osservare nell' esofago, quali furono descritte da Braun[1] nell' *Astacus*.

Lo stomaco nella Zoëa ha la forma di un sacco, le pareti di cui non sono liscie ma ondulose ed hanno la medesima struttura di quelle dell' esofago (fig. 101). Nella porzione pilorica, introflessioni parallele delle pareti, in guisa di setti membranosi, coi margini guerniti di lunghe spine, dànno luogo alla formazione delle due ampolle piloriche[2]. L'armatura scheletrica dello stomaco triturature (Kaumagen) manca; essa si sviluppa nella Megalopa così completa come nell' adulto[3].

La struttura dell' intestino anteriore è identica a quella dell' intestino posteriore. Primitivamente esso è costituito esclusivamente dalle stesse cellule del foglietto esterno, alle quali si associano in seguito cellule del foglietto medio che formano più tardi gli elementi del connettivo e dei muscoli. Durante lo stadio di Zoëa, tanto nell'esofago quanto nello stomaco, non si rinviene traccia alcuna di muscolatura propria, la quale si sviluppa assieme al connettivo solo nella Megalopa.

Intestino medio. L'intestino medio colle sue dipendenze si sviluppa dal grande sacco epatico ed è quindi nella sua totalità un derivato entodermico.

A pag. 546 ho esposto l'origine del grande sacco epatico; introflessioni di esso formano i ciechi epatici della Zoëa; la porzione residuale, che si era messa in rapporto colle due porzioni terminali dell' intestino, forma l'intestino medio.

Un limite netto di divisione tra il mesenteron, il proctodaeum e lo stomodaeum, come si osserva nella Zoëa (tav. 36 fig. 101, 104), non si riconosce nell' embrione (fig. 100). Le mie osservazioni concordano in ciò con quelle fatte da Bobretzky sull' *Oniscus*.

I ciechi epatici nell' animale vivente sono dotati di movimenti alternanti di dilatazione e restringimento, esclusivamente passivi e dovuti all' azione dei muscoli gastrici e degli adduttori delle mandibole. Le pareti dei ciechi non sono liscie ma ondulose, e

[1] Braun, Max, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung ecc. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 2. Bd. 1875.

[2] Mocquard, F., Sur les ampoules pyloriques des Crustacés podophthalmaires. in: Compt. Rend. Tome 94. 1882 pag. 1208.

[3] Nauck, E., Das Kaugerüst der Brachyuren. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880, e Mocquard, F., Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés podophthalmaires. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 16 1883.

Digitized by Google

nell' ultimo periodo embrionale, contengono ancora del vitello (fig. 103), il quale viene rapidamente riassorbito dopo i primi momenti della vita larvale. Come P. Mayer ha osservato nell' *Eupagurus*, i ciechi della Zoëa sono incompleti (fig. 103). Essi istologicamente risultano costituiti da un epitelio a cellule cubiche. Queste hanno il protoplasma granuloso; il nucleo è rotondo e contiene uno o due nucleoli. I granuli del protoplasma sono bianchi e rifrangono fortemente la luce, non si colorano col carminio o coll' ematossilina, ma si anneriscono coll' acido osmico; sono quindi granuli di grasso. Alcune volte formano una zona attorno al nucleo, come si osserva nell' adulto; bisogna quindi concludere che sin da questo periodo il fegato è dotato di attività secernente. Tra i granuli di grasso vi sono talvolta dei granuli di pigmento bruno.

L'intestino medio consta invece di cellule cilindriche, a plasma omogeneo ed a nucleo ovale, contenente un nucleolo. Tanto nell' intestino medio, quanto nei ciechi epatici, all' esterno dell' epitelio esiste una membrana di sostegno, sulla quale si trovano delle piccole cellule di provenienza mesodermica, che formeranno gli elementi del connettivo e dei muscoli.

Nella Megalopa, il numero dei ciechi epatici è aumentato; le cellule però conservano ancora un carattere uniforme e non fanno vedere una distinzione in fetthaltige Zellen e Fermentzellen (?) nel senso di Frenzel[1]. L'intestino medio ha la medesima struttura precedentemente descritta, però nel punto in cui esso si unisce all' intestino posteriore forma un piccolo cieco (fig. 105); due ciechi consimili si osservano lateralmente verso il punto di unione dell' intestino anteriore. Quale sia l'importanza di questi ciechi, che hanno la stessa struttura dell'intestino medio io non ho potuto stabilire.

Nessuna traccia di muscolatura si osserva durante lo stadio di Megalopa. Essa dovrà svilupparsi nell' adulto, quando cioè l'intestino medio acquista la sua definitiva struttura. Del resto esso non si estende mai oltre la cavità del torace e conserva sempre ben distinti i limiti di separazione coll' intestino anteriore e posteriore.

Sistema circolatorio. Il cuore comincia a pulsare, allorchè l'embrione si trova nello stadio N.

Nello stadio I (tav. 36 fig. 98), in dipendenza dell' ispessimento ectodermico esistente sul dorso dell' embrione e corrispondente più

[1] Frenzel, J., Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884.

Digitized by Google

tardi alla spina dorsale della Zoëa, si sviluppano delle cellule mesodermiche, alcune grosse altre piccole, le quali rappresentano il primo abbozzo del cuore (*Mes*). Esse si dispongono ben presto per costituire le pareti di un tubo dorsale (fig. 99 *Cu*) in forma di lungo cordone, il quale si estende lungo la linea mediana del corpo e forma il cuore e le due aorte (cefalica ed addominale) della Zoëa (fig. 101 *Ao*).

Sull' origine degli altri vasi e del sangue nulla io posso dire attualmente. Non è improbabile che il sangue si sviluppi da quelle cellule le quali persistono ancora nel vitello dopo la formazione del sacco epatico.

Per quanto riguarda le modificazioni che subisce l'apparecchio circolatorio durante il periodo larvale, rimando il lettore all' interessante lavoro di Claus[1].

Apparecchio riproduttore. Sull' origine di esso nulla posso dire attualmente. Per quante sezioni io abbia fatte di tutte le fasi larvali, non mi fu possibile rinvenire alcuna traccia di quest' apparecchio, nè nella Zoëa e la Megalopa, nè nello stadio postlarvale. Con molta probabilità l'apparecchio sessuale si sviluppa nell' adulto.

Scudo. Nella fase I (tav. 34 fig. 21), attorno all' area embrionale, si vede sollevarsi una duplicatura dell' ectoderma (*Sc*), la quale dalla base dell' addome si estende in corrispondenza delle appendici mascellari e, nelle fasi successive (fig. 22, 23), cresce in guisa di lembo laminare, per ricoprire le appendici del torace; essa rappresenta il primo abbozzo dello scudo cefalotoracico. Lo scudo assume quindi la forma di un sacco che sul dorso ricopre il sacco epatico cogli elementi nutritivi del vitello, verso i lati si estende per ricoprire le branchie e le appendici del torace, in avanti si ripiega per dar punto d'appoggio agli occhi ed alle tre appendici nauplitiche. Morfologicamente quindi esso appartiene al segmento mascellare, giusta quanto Claus[2] ha dimostrato nel Phyllosoma. Durante il periodo embrionale, la cavità risultante dalle due pagine della duplicatura dello scudo forma la cavità del corpo, però nella Zoëa gli organi viscerali (intestino e sue dipendenze, cuore) sono contenuti nella cavità toracica, per cui lo scudo assume l'ufficio di un semplice organo di protezione e di sostegno delle appendici cefalotoraciche, il quale colla

[1] Claus, C., Zur Kenntnis der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd. 1884.

[2] Claus, C., Grundlage des Crustaceensystems pag. 52.

Digitized by Google

sua armatura di spine esercita un' influenza nel sostenere in equilibrio il peso del corpo e nella locomozione. Questo rapporto nello sviluppo tra lo scudo e la cavità del corpo, il quale nell' ordinaria Zoëa cessa col sorgere del periodo larvale, persiste nei Loricati nel suo modo primitivo d'origine, non solo durante tutto il periodo embrionale, ma ancora in quello postembrionale. Soltanto nello stadio postlarvale lo scudo, ripiegandosi nei lati, cessa di formare la cavità del corpo.

Nel lavoro d'Ishikawa sullo sviluppo dell' *Atyephyra*, l'origine dello scudo è interpretata in modo differente; esso avrebbe come punto di partenza nello sviluppo un' area impari situata dietro della papilla addominale, la quale apparisce prima che le prime tre paia di appendici sieno formate. È impossibile però farsi un' idea della formazione dello scudo nel lavoro di quest' autore.

Morfologia degli Oxyrhynchi.

Studiando gli Inachidi ed i Majidi nelle loro diverse fasi di sviluppo postembrionale, si vede che i medesimi escono dall' uovo con una forma larvale, la quale rappresenta uno stadio intermediario tra la Zoëa e la Metazoëa.

Fritz Müller credeva infatti che tanto la Zoëa dei Brachyuri, quanto quella dei Macruri non avesse mai più di 7 od 8 paia di appendici sul corpo, cioè: 2 paia di antenne, 3 paia di appendici boccali (mandibole e mascelle) e 2 o 3 di appendici toraciche (più tardi piedi mascellari).

E per vero, mentre i Macruri escono ordinariamente dall' uovo con 3 paia di appendici sul torace, l'ultimo dei quali negli Anomali è rappresentato da una gemma non ancora divisa in due lobi, i Brachyuri al contrario non mostrano nella pluralità dei casi più di 2 paia di piedi nuotatori, mentre il 3º piede mascellare è rappresentato da una piccola gemma appena biloba nell' apice.

Tra questa prima fase larvale (Zoëa) e quell' altra indicata da Claus col nome di Metazoëa (Brachyura ed Anomala) o Mysisstadium (Macrura) esiste costantemente uno stadio intermedio, nel quale si presentano tutte le restanti appendici del torace, stadio che io credo necessario di indicare col nome di Deutozoëa.

Nella Zoëa tipica, quale si osserva nei Dorippidei[1], Corystoidei,

[1] Cano, G., Sviluppo dei Dorippidei, Leucosiadi, Corystoidei e Grapsidi. in: Mem. Soc. Ital. Sc. (detta dei XL) Serie 3 Tomo 8 N.º 4 1891, e: Sviluppo postembrionale dei Cancridi. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 23 1892.

Digitized by Google

Parthenopidi, Grapsidi, Portunidi e Cancridi, non esiste infatti il ramo interno nel secondo paio di antenne e manca ogni accenno delle 5 ultime paia di appendici toraciche e dei pleopodi.

Nella Deutozoëa, il ramo interno della seconda antenna è ben sviluppato, e nel torace esistono 8 paia di appendici.

Nella Metazoëa, tutte queste appendici offrono un maggiore sviluppo; le antenne interne mostrano nella parte basilare rigonfia l'orifizio del sacco uditivo; nelle antenne esterne, si vede attraverso la cuticola trasparente il ramo interno distintamente segmentato, infine esistono 5 paia di pleopodi nell' addome, e questo è diviso in 7 distinti segmenti.

Però, ciò che caratterizza nettamente la Metazoëa e la fa distinguere dalle due fasi larvali precedenti, è la presenza del palpo alle mandibole. Questo carattere, come Claus[1] ha ben rilevato, apparisce senza alcun dubbio della più grande importanza dal punto di vista morfologico e filogenetico e, mentre segna l'ultimo stadio di Zoëa dei Brachyuri, accenna al passaggio di questa fase larvale in quella di Megalopa.

In merito a queste considerazioni, nessun fondamento morfologico può avere la divisione proposta da Birge[2] per gli stadi larvali del *Panopaeus*.

Birge, nello sviluppo di questo Crostaceo, distingue: un 1° stadio larvale corrispondente all' ultima fase dell' embrione, quando cioè questo è ancor rivestito della sua cuticola embrionale; un 2° stadio, il quale corrisponde alla Zoëa propriamente detta, un 3° stadio caratterizzato sopratutto dalla maggior grandezza della larva e dallo sviluppo più grande della spina rostrale; un 4°, nel quale si sviluppa il ramo interno del secondo paio di antenne, infine un ultimo stadio di Zoëa, il quale corrisponde esattamente alla Metazoëa. In oltre egli parla ancora di due fasi di Megalopa, l'ultima delle quali è però uno stadio postlarvale.

Un doppio stadio di Megalopa esiste in tutti i Cyclometopi e Catometopi, come io ho già fatto rilevare nello sviluppo postembrionale dei Gonoplacidi[3], Grapsidi, Cancridi e Portunidi. In questa seconda fase, il lembo di cuticola chitinosa preorale che dà punto

[1] Claus, C., Grundlage des Crustaceensystems pag. 63.

[2] Birge, E. A., Notes on the Development of *Panopaeus Sayi*. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 1883 tav. 30—32.

[3] Cano, G., Sviluppo postembrionale dei Gonoplacidi. in: Atti Accad. Torino Vol. 26 1891.

Digitized by Google

d'appoggio alle mandibole, manda quell' estroflessione conosciuta sotto il nome di epistoma. I Corystoidei, Dorippidei, Leucosiadi e gli Oxyrhynchi hanno invece una sola fase di Megalopa, durante la quale si forma in questi ultimi l'epistoma (tav. 35 fig. 86 *eps*).

La presenza d'un epistoma, il quale completa anteriormente il cavo boccale, segna senza alcun dubbio un progresso nell' organizzazione. Ben a ragione H. Milne Edwards ha raggruppato in una tribù (Oxystomata) tutti quei Brachyuri, i quali presentavano un cavo boccale incompleto; però egli e con lui tutti i sistematici che vennero in seguito caddero in errore, allorchè considerarono gli Oxyrhynchi come le forme più elevate di tutta la serie dei Brachyuri.

Questo apprezzamento, fondato sopra un errore di osservazione, quale è la centralizzazione del sistema nervoso (il quale non è per nulla centralizzato, come credeva H. Milne Edwards, ed offre lo stesso numero di gangli che si ha tipicamente in tutti i Brachyuri), non regge di fronte agli altri caratteri che ci vengono dati dalla storia dello sviluppo di questi Crostacei. Gli Oxyrhynchi hanno una sola fase di Megalopa, e durante questa fase le antenne esterne presentano ancora un rudimento della squama. Questo carattere, pur prescindendo da molti altri che io andrò enumerando nel corso di questo lavoro, è più che sufficiente per assegnare agli Oxyrhynchi quel posto che le hanno dato De Haan[1] e Claus[2].

Tra tutte le caratteristiche della Megalopa, quali furono ben stabilite da Claus[3], la conformazione dell' addome colle sue appendici provviste di un interno retinaculum è senza dubbio la più importante dal punto di vista morfologico, perocchè la medesima si trova in rapporto colla condizione nuotante di questa fase larvale.

Questo carattere è pure sufficiente a distinguere una Megalopa da uno stadio postlarvale; infatti, durante questa fase, l'animale non è più una forma nuotante, in conseguenza di ciò il ramo interno dei pleopodi (i quali persistono ancora in numero di 5 paia) ha perduto il suo retinaculum, e l'addome, ridotto ad una appendice ripiegata al disotto dello sterno, ha pure perduto ogni qualunque importanza per la locomozione. La forma del corpo è inoltre molto diversa e si rapporta nel suo aspetto generale più tosto a quella dell' adulto, col quale la Megalopa conviene completamente per il numero e per la disposizione delle appendici branchiali.

[1] De Haan, W., Fauna Japonica. Crustacea 1851.

[2] Claus, C., Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl. 1880 a pag. 634.

[3] Claus, C., Grundlage des Crustaceensystems, a pag. 65—68.

Digitized by Google

Il Crostaceo adulto sarà in ultimo sempre caratterizzato sopratutto dallo sviluppo completo degli organi sessuali e dalle modificazioni che in rapporto al sesso subisce l'addome unitamente alle sue appendici.

Le prime fasi larvali di tutti i Brachyuri sono intanto caratterizzate, oltrechè dall' aspetto generale del corpo e dalla forma dello scudo e del secondo paio di antenne, sopratutto dalla conformazione del segmento anale.

Lo scudo è armato ordinariamente di 4 spine, cioè: una rostrale, una dorsale e due laterali, le quali offrono uno sviluppo e una direzione differenti nelle diverse specie; esse non sono però caratteristiche per i soli Brachyuri, infatti esistono ancora nei Raninidei (*Acanthocaris*)[1], negli Hippidei (*Hippa*)[2], nei Galatheidei (*Porcellana*)[3] e negli Stomatopodi. La loro presenza, come crede Conn[4], non si trova quindi sempre in rapporto con un segmento anale biforcuto.

Queste spine morfologicamente non rappresentano altro che estroflessioni del tegumento, che alcune volte si esplicano sotto forma di larghe protuberanze cilindriche o coniche (*Pterocaris*)[5]; esse non esistono per semplice ornamento o per difesa, come credeva Fritz Müller, ma hanno effettivamente una grande importanza per la locomozione, come si può dimostrare col fatto che la mancanza od il differente sviluppo delle medesime si associa sempre ad un diverso modo di nuotare della Zoëa. Rathke[6] per il primo ha esternato l'ipotesi che esse potessero servire per la locomozione, ipotesi che veniva più tardi confermata da Dohrn[7] e recentemente da Weldon[8].

---

[1] Claus, C., ibid. tav. 9 fig. 13, e in: Neue Beiträge ecc. tav. 7 fig. 53.

[2] Faxon, W., On some young Stages in the Development of *Hippa* ecc. in: Bull. Mus. Comp. Z. Harvard Coll. Vol. 5 1877 pag. 253—268 tav. 1.

[3] Müller, Fritz, Die Verwandlung der *Porcellana*. in: Arch. Naturg. Jahrg. 1862 pag. 194 tav. 7.

[4] Conn, H. W., Significance of the Larval Skin of Decapods. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3 1884 pag. 16.

[5] Claus, C., Grundzüge ecc. tav. 12 fig. 14.

[6] Rathke, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. in: N. Schrift. Nat. Ges. Danzig 3. Bd. 4. Heft 1842 pag. 52.

[7] Dohrn, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden ecc. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870. La larva rassomigliante al *Pluteocaris*, che Dohrn afferma di aver osservato nella Stazione Zoologica di Napoli, è effettivamente la Zoëa della *Dorippe*.

[8] Weldon, W. F. R., Note on the Function of the Spines of the Crustacean Zoaea. in: Journ. Mar. Biol. Ass. London (2) Vol. 1 1889 pag. 169—170 tav. 16.

Digitized by Google

La spina dorsale intanto più d'ogni altra si lascia notare per la sua costanza e per il fatto che essa persiste talora immutata nello stadio di Megalopa (Inachidae, Gonoplacidae), ordinariamente però si atrofizza durante questa fase e scompare sempre in quella successiva.

La spina quindi che sporge sulla regione cardiaca di molti Oxyrhynchi adulti non è effettivamente un rudimento della spina dorsale della Zoëa, come credeva Spence Bate[1], ma è invece una formazione secondaria, come le spine del rostro secondario e come quelle altre che si osservano sulla regione gastrica.

La spina rostrale manca soltanto nella Zoëa degli Inachidi, e questo fatto costituisce indubitatamente la caratteristica più saliente di questa famiglia.

A differenza però dai Macruri, dove il rostro dell' adulto non è altro che una modificazione della spina rostrale degli stadi larvali, negli Oxyrhynchi invece, il rostro primitivo (Zoëa) si ripiega in basso (Megalopa) e forma un setto tra le due antennule, saldandosi ad un processo mediano dell' epistoma, mentre il rostro dell' adulto è una formazione secondaria, prodotta da due estroflessioni della fronte sotto forma di corni rostrali più o meno sviluppati nelle differenti specie. Interessante sarebbe in questo caso di poter decidere se il rostro impari, quale si osserva in alcune forme di Oxyrhynchi (*Leptopodia*, *Huenia*, *Menaetius*, *Inachoides* ecc.), provenga dalla fusione di due spine rostrali secondarie o se si formi secondariamente come si osserva nell' adulto.

A questo riguardo io devo far notare di aver potuto esaminare un esemplare di *Huenia* delle isole Hawai, nel quale il rostro era percorso nella superficie inferiore da un solco profondo, però nessuna traccia evidente si potea constatare della fusione di due spine rostrali. D'altronde non è improbabile che la fronte, estendendosi al di là dei peduncoli oculari, vada a costituire un lungo lembo laminoso, il quale in alcuni persiste integro (*Xenocarcinus*), in altri si emargina più o meno profondamente, dando luogo alla formazione di due corni rostrali (*Acanthonyx*, *Epialtus*).

Minore importanza pare che abbiano le spine laterali dello scudo; esse mancano con qualche frequenza persino in certe forme, le quali hanno stretti rapporti di affinità con altre, dove queste spine sono ben sviluppate (*Ethusa* e *Dorippe*, *Portunus* e *Carcinus*).

[1] Bate, C. Sp., On the Development of Decapod Crustacea. in: Phil. Trans. Vol. 148. 1858 pag. 591.

Digitized by Google

Queste spine però esistono nel *Pinnotheres* malgrado la contraria affermazione di Conn[1]; una sola Zoëa di Brachyuro finora io[2] conosco (*Ebalia?*) nella quale tutte le spine dello scudo fanno completamente difetto.

Maggior interesse delle spine dello scudo offre senza dubbio lo studio del segmento anale dal punto di vista morfologico e filogenetico.

Appena uscita dall' uovo, la Zoëa dei Brachyuri non ha mai più di 6 segmenti nell' addome; il segmento anale è sempre indiviso. Nello stadio di Metazoëa, l'addome ha 7 distinti segmenti, l'ultima somite si è separata dal telson.

Un numero di 7 segmenti persiste ordinariamente nell' adulto, però in alcuni casi due o più segmenti si saldano tra di loro, sia nel maschio soltanto (*Ethusa*, *Carcinus*, *Portunus*, *Thia*), sia solo nella femina (*Latreillia*), sia in tutti i due i sessi (Leucosiadae).

In tutti gl' Inachidi l'ultimo ed il penultimo segmento sono saldati tra di loro, per cui il numero dei segmenti addominali è di sei.

Questo carattere acquisito indubitatamente dall' adulto si ripete negli stadi larvali; ciò conferma sempre più le vedute di Claus[3] intorno al significato della Zoëa.

Claus ammette infatti che i Malacostraci sieno derivati da un tipo protofillopode recente; ammessa quest' origine, egli dimostra che tutti i segmenti del corpo nelle forme ancestrali abbiano dovuto svilupparsi regolarmente dall' avanti all' indietro e portare delle appendici pressochè simili su ciascun segmento. Il fatto che, nell' ordinaria Zoëa, il torace si sviluppa più tardi (?) dell' addome non

---

[1] Conn, The Significance ecc. a pag. 24.

[2] Cano, G., Sviluppo postembrionale dei Dorippidei ecc. tav. 3 fig. 1 c'''. Questa larva appartiene molto probabilmente all' *Ebalia*, le altre larve nelle figure 1 A', 1 A'', 1 B', 1 C' della medesima tavola e da me riferite con un punto interrogativo ai Grapsidi, per l'analogia pressochè completa che hanno colla Zoëa del *Pinnotheres* nella disposizione della regione antennaria, sono invece larve di Leucosiadi (*Ilia*). Le tre fasi di Zoëa da me riferite all' *Ilia* appartengono invece al *Pilumnus*. L'errore dipese molto probabilmente dal fatto che le larve di questo Crostaceo, sviluppatesi in un altro punto del bacino dell'Acquario, trasportate dall' acqua corrente, andarono a raccogliersi nel vaso, dove io teneva diversi esemplari di *Ilia nucleus* per far sviluppare le Zoëe. Tutti i Leucosiadi, avendo l'addome così fortemente incastrato nella placca dello sterno che si disarticola appena si tenta staccarlo, presentano grandissime difficoltà a poter stabilire il relativo periodo di sviluppo.

[3] Claus, Grundlage ecc. pag. 7, 16, 33, 70 e 71.

Digitized by Google

rappresenta già una particolarità ancestrale dei Malacostraci, nè dimostra punto che il torace deve essere considerato come un' acquisizione più tardiva, come credeva Fritz Müller, ma rappresenta invece una manifestazione secondaria, perchè nelle Zoëe più primitive, in quelle cioè prese come tipo, tutti i segmenti del torace e dell' addome si sviluppano con regolarità dall' avanti all' indietro. Claus quindi conclude che nessun tipo di Zoëa oggi esistente ha potuto essere animale adulto, ma invece è molto più probabile che il processo d'alterazione della metamorfosi che il phylum dei Malacostraci ha subito nel corso dei tempi, colla divergenza degli ultimi gruppi ha dovuto condurre d'una maniera secondaria a tre forme differenti di Zoëa (*Squilla*, *Euphausia*, *Penaeus*), alle quali modificazioni più tardive sono state ancora apportate, come nelle forme giovani dei Cumacei.

La Zoëa così polimorfa non è dunque che una pura forma cenogenetica[1], la quale dall' epoca della sua prima comparsa sino ai nostri giorni nuovi caratteri ha dovuto acquistare e così esplicarsi sotto molteplici variazioni. Anche le Zoëe di *Euphausia*, *Penaeus* e *Sergestes*, come pure il Nauplius e la Protozoëa di queste specie, non hanno alcun significato filetico, ma devono ricondursi ad un tipo larvale più antico e meno variato.

Di fronte a questo significato della Zoëa come pura forma larvale cenogenetica, Balfour[2] fa osservare che, coll' aiuto della medesima, rimangono inesplicati molti fatti, quali la scomparsa e la successiva ricomparsa di alcune appendici del corpo (palpo mandibolare, piedi toracici della *Squilla* e del *Sergestes*); egli quindi, pur ammettendo la forza dell' argomento di Claus, che tutti i segmenti del corpo si sieno sviluppati dall' avanti all' indietro, conclude che molto probabilmente sia esistita una secondaria forma ancestrale (»Zoaea ancestor«) più recente, con torace ridotto.

»Questa riduzione[3] del torace«, così dice a pag. 421, »ha ben potuto essere parziale. Cosicchè la Zoëa ancestrale ha potuto avere

[1] Claus, Neue Beiträge ecc. a pag. 91 e 92.

[2] Balfour, F., A Treatise on Comparative Embryology Vol. 1 1880 a pag. 419—423.

[3] L'espressione »riduzione del torace« mi sembra molto impropria e non adatta punto a rappresentare la condizione morfologica del torace della Zoëa. La Zoëa di tutti i Decapodi ha infatti 8 paia di gangli nel torace, corrispondenti anche a quelle appendici che dovranno svilupparsi più tardi. Queste sono quindi andate realmente perdute per una modificazione larvale secondaria. Perchè dunque dovrà chiamarsi ridotto il torace d'una Zoëa? Forse perchè non ha un

Digitized by Google

la forma seguente: un largo cefalotorace ed un ben sviluppato addome (?) con appendici destinate al nuoto. Le appendici sino al secondo piede mascellare completamente sviluppate, però il torace assai incompleto e soltanto provvisto di appendici sottili e fogliformi, le quali non si estendevano oltre i lati dello scudo cefalotoracico.«

Egli va ancora più in là ed ammette che uno stadio puramente filogenetico di Zoëa colle appendici toraciche completamente abortite sia ancora plausibile. Per una serie di generazioni 5 o 6 paia di appendici toraciche sarebbero state perdute e più tardi riacquistate.

La Zoëa della maggior parte dei Brachyuri ha effettivamente un torace ridotto nel senso che non presenta giammai più di due paia di appendici. Questa riduzione apparisce però in minor grado nelle Zoëe degli Anomali e Macruri, che hanno ordinariamente 3 paia di appendici sul torace, e sarà minore nella Zoëa dello *Stenopus*[1] che ne ha 4 paia, ancor minore in quella del *Typton* che ne ha 5, e della *Gebia* che ne ha 7, scomparisce infine del tutto in quella dell'*Homarus* ed in quelle dei Majoidei, Pinnotheridi e Dromiacei (*Dromia*) che hanno un numero completo di appendici sul torace.

Tra le Zoëe con torace ridotto (*Dorippe*) e quelle altre, nelle quali esso non è tale, avendo un numero completo di appendici (*Homarus, Axius*)[2], esiste adunque una serie graduale di forme intermediarie che fanno riconoscere indiscutibilmente che la riduzione in diverso grado del torace, che si osserva nelle Zoëe dei Decapodi, è una pura manifestazione larvale secondaria, giusta il concetto di Claus, avvenuta molto probabilmente per permettere alla larva di nuotare più facilmente.

D'altronde, ammettendo che la Zoëa dei Decapodi possa essere una forma palingenetica, bisognerebbe riconoscere che i Peneidi si

---

numero completo di appendici? Ma in questo caso l'addome dovrebbe considerarsi ridotto in maggior grado, perchè è sempre sprovvisto di appendici. Nella Zoëa, le appendici del torace si sviluppano sempre prima di quelle dell' addome, come si osserva nella Zoëa dell' *Homarus* e dei Majoidei, persiste quindi immutata la legge fondamentale dello sviluppo formulata da Claus. O il torace della Zoëa dovrà considerarsi ridotto, perchè non è segmentato? Ma la segmentazione del torace è scomparsa nell' adulto, e questo carattere si esplica nelle fasi larvali, come si osserva oggidì per il 6° ed il 7° segmento dell' addome negli Inachidi.

[1] Cano, G., Sviluppo postembrionale dello *Stenopus spinosus* Risso. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 5 1891.

[2] Bate, C. Sp., Report on the Crustacea Macrura ecc. in: Rep. Challenger Vol. 24 Pt. 52 1888 tav. 5 fig. 5.

Digitized by Google

fossero separati di buon ora dallo stipite dei restanti Decapodi, come ha già fatto osservare P. MAYER[1]; ed allora rimarrebbero inesplicati molti fatti, quali i rapporti morfologici che hanno tutte le Zoëe dei Decapodi con quella del *Penaeus*, e molto meno si spiegherebbe come quest' ultimo potesse avere uno stadio di *Mysis* e come tutti i Macruri potessero passare per uno stadio di *Penaeus* (stadio postlarvale), nel quale a somiglianza del *Penaeus* adulto si conserva un rudimento del ramo esterno nelle appendici del torace.

L'ipotesi di BALFOUR del resto si confuta facilmente, tenendo conto delle differenze veramente notevoli che intervengono nello sviluppo di alcune specie molto affini nelle diverse plaghe marine. Così ad esempio la Zoëa dell' *Axius*[2] nel golfo di Napoli non ha mai più di 3 paia di piedi nuotatori; recentemente però BATE ha descritto e figurato un embrione di *Axius* (*Eiconaxius*) delle isole di Kermadec con tutte le appendici toraciche sviluppate come nell'*Homarus*.

Come si osserva oggidì per alcuni segmenti dell' addome nei Brachyuri, così deve essere accaduto per alcuni o per tutti i segmenti del torace nei differenti gruppi dei Toracostraci.

Nella storia dello sviluppo dei Decapodi, due forme intanto hanno un grande interesse dal punto di vista della filogenesi, l'una (Zoëa del *Penaeus*) che nel suo ciclo evolutivo ripete molte disposizioni caratteristiche delle forme ancestrali; ed un' altra, maggiormente modificata, che però si sviluppa in dipendenza della prima, nella quale molte disposizioni delle forme ancestrali (torace segmentato) sono andate perdute ed alla quale altre modificazioni sono state apportate d'una maniera secondaria, modificazioni acquisite sia dall' adulto (torace non segmentato) sia durante il periodo larvale (torace ridotto).

Indico la prima col nome di Prozoëa e riserbo il nome di Zoëa all' ordinaria Zoëa che si presenta nello sviluppo dei Macruri, Anomali e Brachyuri.

La Zoëa così polimorfa è dunque una forma assai complessa, perocchè la medesima presenta una somma di caratteri, il nesso genetico dei quali, in rapporto sia al phylum sia ai minori

---

[1] MAYER, P., Carcinologische Mittheilungen. 9. Die Metamorphosen von *Palaemonetes varians*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1880 pag. 218.

[2] CANO, G., Sviluppo della *Gebia*, *Axius*, *Callianassa* e *Calliaxis*. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 5 1891. Variazioni nello sviluppo furono osservate nel *Palaemonetes* da P. MAYER (Op. cit.) e da J. E. V., BOAS (Z. Jahrb. Syst. Abth. 4. Bd. 1889).

Digitized by Google

gruppi, non sempre è riconoscibile. Così ad esempio, la perdita del palpo, costante in tutte le Zoëe, ben può rappresentare una modificazione larvale, ma può anche esprimere una particolarità ancestrale fillopodiana. Si devono però considerare come modificazioni puramente larvali:

a) La differente forma della Zoëa nei Macruri e nei Brachyuri.
b) La riduzione in diverso grado del torace nel senso che una o più appendici vanno perdute nelle differenti Zoëe.
c) La conformazione del secondo paio di antenne nel *Pinnotheres* e nei Leucosiadi.
d) Lo sviluppo delle lamine laterali del telson, che nei Macruri ed Anomali precede quello degli altri pleopodi nelle diverse somiti del pleon, forse perchè quella parte esercita un ufficio notevole per la locomozione sin dalle prime fasi larvali, mentre nei Brachyuri, dove lo scudo colle sue spine può sostenere in equilibrio il peso del corpo, e tutto l'addome è ridotto ad una grande natatoia, le lamine laterali del telson, non mai risultanti di due rami, si sviluppano in minor grado e più tardi degli altri pleopodi.
e) La scomparsa e la successiva ricomparsa di alcune appendici del corpo (1° piede mascellare dello *Scyllarus*)[1].

La scomparsa e la successiva ricomparsa delle due ultime appendici toraciche del *Sergestes*, tuttochè non possa avere un significato ancestrale nel senso di Balfour, non mi pare però sia comparabile a quello che si osserva nello *Scyllarus* giusta il concetto di Claus. Tutte le appendici toraciche esistono al completo nello stadio di *Acanthosoma*, le ultime due si atrofizzano nello stadio di *Mastigopus* e si rigenerano più tardi nel *Sergestes* adulto.

Si può quindi pensare che sia esistita una forma, come esiste del resto attualmente (*Lucifer*), in dipendenza d'un' altra che avesse un numero completo di appendici sul torace, la quale abbia perduto le due ultime paia di piedi ambulatori e per una riversione atavica le abbia più tardi riacquistate.

Diffatti le due ultime paia di piedi ambulatori sono tuttora rudimentali nel *Sergestes*, e noi non possiamo escludere che esso, in un' epoca successiva, possa riacquistarli attrettanto completi come sono negli altri Peneidi.

---

[1] Dohrn, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse (Decapoda loricata). in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870 pag. 257.

Digitized by Google

Quindi, anzichè far derivare il *Lucifer* dal *Sergestes*, giusta il concetto di Boas[1], val meglio farli dipendere entrambi da una forma somigliante al *Mastigopus*, e ammettere che l'uno (*Lucifer*) abbia conservato i caratteri di questa forma, l'altro (*Sergestes*) abbia riacquistato quelli del tipo anteriore.

Il caso della scomparsa di alcune appendici del torace non è unico nella storia dei Decapodi; anche l'*Hexapus* (*H. sexpes*) ha perduto l'ultimo paio di piedi ambulatori, però nulla si conosce del suo sviluppo.

Continuando l'esame dei caratteri della Zoëa, si osserva che alcuni di essi sono acquisiti esclusivamente dall' adulto e si esplicano già durante il periodo larvale. Così ad esempio:

a) L'atrofia degli organi visivi nelle fasi larvali del *Calocaris*[2].
b) La fusione del 6º col 7º segmento negli Inachidi.
c) La perdita del palpo in tutte le fasi di sviluppo del *Palaemonetes*[3] e dei Crangonidi[4].

Si devono in ultimo considerare come caratteri filogenetici nella Zoëa:

a) La presenza dell' occhio impari nauplitico.
b) La persistenza del ramo esterno in due, tre o più appendici del torace.
c) La presenza della catena gangliare nell' addome della Zoëa dei Brachyuri, la quale non trova più riscontro in tutte le fasi successive.
d) La forma distintamente biloba delle mandibole nelle Zoëe dei Brachyuri, come si vede nei Caridi, col margine tagliente armato di denti in ciascun lobo, l'uno dei quali si trasforma nell'adulto in quel dente che si trova costantemente nella superficie triturante; e la presenza della spina mobile nel secondo paio di antenne col suo rivestimento cuticolare in forma di squama nell' embrione.
e) La forma caratteristica del segmento anale.

P. Mayer[5], in base ai risultati ottenuti dallo studio di questo segmento in molte forme larvali, venne alla conclusione che i primi

[1] Boas, J. E. V., Studier over Dekapodernes Slägtskabsforhold. in: Vid. Selsk. Skrifter Kjöbenhavn (6) 2. Bd. 1880.

[2] Sars, G. O., Bidrag til Kundskaben ecc. *Nephrops*, *Calocaris* e *Gebia*. in: Arch. Math. Naturv. Kristiania 9. Bd. 1884 tav. 2 fig. 15.

[3] Mayer, Carcinologische Mittheilungen 1.

[4] Sars, G. O., Bidrag til Kundskaben ecc. Fam. Crangonidae. l.c. 14. Bd. 1890.

[5] Mayer, Zur Entwicklungsgeschichte ecc.

Digitized by Google

Decapodi dovessero avere un segmento anale biforcuto (Schwanzgabel) con uno schema di 7 + 7 spine.

Questo schema fondamentale del segmento anale, che si riscontra nell' ordinaria Zoëa, subisce molteplici variazioni nella forma e nel numero delle sue spine, variazioni le quali sono tutt' affatto secondarie, perocchè nella cuticola che riveste l'embrione nell' ultima sua fase si presentano i caratteri della forma primordiale. P. Mayer perciò conclude che questo segmento biforcuto rappresenti la forma tipica, alla quale devono riferirsi tutte le altre diversamente modificate nella serie dei Decapodi; i Brachyuri hanno conservato questa forma primitiva, essendo animali che non nuotano, mentre i Macruri, essendo Crostacei nuotatori, hanno il segmento anale trasformato in un largo ventaglio codale (Schwanzflosse).

In qual modo un segmento biforcuto possa trasformarsi in un ventaglio codale, io ho già dimostrato nello sviluppo del *Calliaxis*[1]. Le medesime condizioni devono essere intervenute nei Caridi e nei Talassinidi.

La forma fondamentale biforcuta persiste intanto nel *Pontophilus*[2] in modo così tipico come si osserva nella Zoëa del *Penaeus*, e si manifesta alquanto modificata nel *Nephrops*[3]. Tutti i restanti Macruri, Anomali e Dromiacei hanno il segmento anale trasformato in un largo segmento a ventaglio.

Nella *Galathea*[4], intanto, comincia a presentarsi una sinuosità nel mezzo di questo segmento, la quale nella *Munida* diventa ancora *più* profonda, in modo che si ripristina nuovamente un segmento biforcuto, quale si constata in quasi tutti i Brachyuri. Il maximum della biforcazione si vede nelle Zoëe dei Dorippidei[5], e questa biforcazione diventa minore negli Oxyrhynchi e Cyclometopi, tende a svanire in alcuni Grapsidi (*Pachygrapsus*) e scompare del tutto nei Pinnotheridi e Leucosiadi, nei quali si ha di nuovo una vera Schwanzflosse. In questo ciclo alternante di evoluzione, più che ad una semplice modificazione di una forma primordiale (Macrura) e ad una trasmissione diretta di questa forma medesima (Brachyura), bisogna pensare ad un fatto di riversione atavica.

Il ventaglio codale dei Macruri è effettivamente derivato dal

[1] Cano, Sviluppo postembrionale della *Gebia, Axius* ecc.
[2] Sars, Bidrag til Kundskaben ecc. Fam. Crangonidae.
[3] Idem, Bidrag ecc. *Nephrops, Calocaris* e *Gebia*.
[4] Idem, Bidrag ecc. *Lithodes, Eupagurus, Galathea* ecc. ibid. 13. Bd. 1888.
[5] Cano, Sviluppo postembrionale dei Dorippidei ecc.

Digitized by Google

segmento biforcuto dei Peneidi, come il ventaglio della Metazoëa del *Calliaxis* è derivato dal segmento biforcuto della Zoëa, come il ventaglio della Zoëa dell' *Ilia* è derivato dal segmento biforcuto dell' embrione (tav. 35 fig. 87, 88).

Tutte le differenti forme del segmento anale della Zoëa dei Brachyuri, persino quella così strana della *Cymopolia*, si sviluppano in dipendenza d'una forma unica che si osserva sempre nell' embrione (tav. 34 fig. 24) e che si può rapportare al segmento anale della Zoëa dei Paguridi (*Eupagurus*). L'argomento quindi non regge, come vuole Conn[1], per dimostrare che, nell' embrione dei Brachyuri rivestito della sua cuticola embrionale, si debba riconoscere l'evidenza di uno stadio di Protozoëa. Per le stesse ragioni il medesimo ragionamento non può essere sufficiente per stabilire la relativa età dei Brachyuri di fronte a quella dei Macruri. I Brachyuri sono effettivamente derivati dagli Anomali: la *Dromia* e la *Latreillia*, nelle due prime fasi larvali, sono veri Anomali (hanno cioè una Zoëa simile a quella di una *Galathea* e di un *Pagurus*), dalla Megalopa in poi sono Brachyuri, e questa è la miglior prova per escludere ogni controversia intorno a questo argomento. Conn però credeva di aver trovato dei fatti in sostegno della sua tesi, fondandosi sopra alcune particolarità del secondo paio di antenne nell' embrione, particolarità riferibili non già al Nauplius, come ammetteva Faxon[2], ma allo stadio di Protozoëa [?] nel quale queste appendici sono veri organi di nuoto.

Questa affermazione di Conn, fondata in parte, come ora dirò, sopra errori di osservazione, era dovuta effettivamente ad una falsa interpretazione.

Infatti il secondo paio di antenne della Protozoëa del *Penaeus*, come tutti i piedi remiganti, risulta d'una protopodite, di un ramo interno e di un ramo esterno completamente cilindrici, caratteri questi che si conservano nello stadio di Zoëa. Nei Macruri (*Virbius*), il ramo esterno, che era segmentato nell' apice, diventa lamelloso e guernito di setole nel suo margine interno, la segmentazione terminale sparisce, però si trova costantemente nell' embrione dei Macruri (ciò che dimostra che le antenne della Zoëa di questi si sviluppano in dipendenza di quelle della Zoëa del *Penaeus*); in questo modo si forma una squama tipica, quale si osserva nei Macruri, Anomali e Dromiacei.

[1] v. sopra pag. 566.

[2] Faxon, W., On some Points in the Structure of the Embryonic Zoëa. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 6 1880.

Digitized by Google

A misura che si progredisce nella serie dei Decapodi, la squama va incontro a considerevoli modificazioni, diventa più ristretta nei Raninidei (*Acanthocaris*)[1], e si trasforma in una lunga spina articolata nella maggior parte dei Brachyuri. Il ramo interno subisce anch' esso modificazioni profonde: non è più segmentato nella Zoëa dei Macruri, si riduce in quelle degli Anomali e scompare del tutto nelle Zoëe tipiche dei Brachyuri. La protopodite porta una spina, la quale si sviluppa maggiormente negli Anomali e raggiunge il suo maximum nei Brachyuri.

Nella sua forma tipica, il secondo paio di antenne dei Brachyuri risulta dunque d'una protopodite impari che si continua in una lunga spina, e di una spina mobile equivalente alla squama degli Anomali e Macruri.

Le due spine sono egualmente lunghe nei Dorippidei ed Inachidi, ma nei Corystoidei e Portunidi, la spina mobile è più corta della fissa, diventa rudimentale nel *Xantho* e scompare quasi del tutto nel *Pachygrapsus* e nel *Panopaeus*[2], nei quali esiste una piccolissima spina che difficilmente si può interpretare come equivalente della squama, non essendo nè anche articolata. Infine, nei Leucosiadi e Pinnotheridi, scompare ancora la spina fissa, ed allora l'antenna è ridotta ad un semplice tubercolo, il quale, come io ebbi occasione di dimostrare, fa vedere attraverso la cuticola trasparente[3] il peduncolo ed il flagello già formati.

Questa circostanza indusse Conn a ritenere che nel *Pinnotheres* esistesse solo il primo paio di antenne e che la mancanza del secondo nella Zoëa dovesse considerarsi come una modificazione larvale secondaria.

Però esistono due paia di antenne nel *Pinnotheres*; come si rileva poi dal quadro morfologico che io ho fatto di queste appendici, il secondo paio di antenne dei Brachyuri, tutto che si sviluppi in dipendenza di quello degli Anomali e Macruri, non può esser comparabile a quello della Protozoëa o del Nauplius, perchè ha subito modificazioni così profonde che l'omologia delle diverse parti alcune volte non è più riconoscibile.

Il fatto che la spina mobile nell' embrione ha un rivestimento cuticolare in forma di squama (tav. 35 fig. 76), rappresenta una con-

---

[1] Claus, Grundlage ecc. tav. 9 fig. 6.

[2] Birge, Notes on the Development ecc.

[3] Cano, Sviluppo dei Dorippidei ecc. tav. 3 fig. 2b, 2e'''.

Digitized by Google

dizione di cose che si trova in tutte le Zoëe dei Macruri e degli Anomali, e non vi è necessità di risalire al Nauplius od alla Protozoëa, dove queste appendici hanno una forma differente.

Per le medesime ragioni, la cuticola che riveste l'embrione nell'ultima sua fase di sviluppo non può rappresentare la spoglia dello stadio precedente alla Zoëa ossia della Protozoëa. Questa cuticola comincia a svilupparsi sin dallo stadio del Nauplius e non vi è quindi nessuna ragione, perchè Conn la debba riferire alla Protozoëa.

Pigliando ora in considerazione la Megalopa, si vede che essa rappresenta uno stadio reale di evoluzione di tutti i Dromiacei, Raninidei e Brachyuri genuini. Gli Anomali (Paguridea, Galatheidea, Hippidea) non passano per un vero stadio di Megalopa, ma i Galatheidea secondo Fritz Müller persistono in questo stadio; i Dromiacei conservano ancora nell' adulto un rudimento delle lamine laterali del telson (che a differenza delle Megalope dei Raninidei e Brachyuri risultano sempre di due distinti rami), per cui possiamo concludere che i medesimi rimangono nello stadio postlarvale dei veri Brachyuri.

Per quanto riguarda il significato della Megalopa, è indubitato che essa non possa avere alcun valore ancestrale per i Brachyuri attuali, ma è una pura forma cenogenetica, che, da un lato presenta molti caratteri della Zoëa (quali sono la spina dorsale esistente talora sullo scudo, l'addome colle appendici provviste di un interno retinaculum), dall' altro lato si rapporta più strettamente all' adulto, sia per la forma del corpo che per la conformazione delle appendici cefalotoraciche.

Nessuna Megalopa ha potuto essere un Crostaceo adulto. Come io ho esposto in un altro mio lavoro[1], i Brachyuri si devono raggruppare in tre serie, le quali manifestano un rapporto di dipendenza dai tre gruppi degli Anomali, e sono: i Brachyuri di forma triangolare, di forma così detta circolare e di forma quadrilatera.

I Brachyuri di forma triangolare sono derivati dai Paguridi; la forma triangolare si osserva infatti tra i Paguridi stessi nel *Lithodes* che giusta il concetto di Boas rappresenta un *Eupagurus* modificato.

Tra i Dromiacei la *Latreillia* è quella che presenta più stretti rapporti di affinità cogli Oxyrhynchi. Come avrò occasione di dimostrare nello sviluppo di questo Crostaceo, durante la fase di Megalopa, il rostro primitivo si ripiega in basso per formare un setto

[1] Cano, Sviluppo dei Portunidi ecc.

Digitized by Google

tra le due antenne; ai lati di esso sorgono due lunghissime spine rostrali secondarie; sulla regione gastrica comparisce una piccola gibbosità simile a quella che si osserva nello *Stenorhynchus*; il 6º ed il 7º segmento addominale sono fusi nella femina col 5º segmento. Inoltre il rapporto nell' asse dell' articolazione tra il braccio ed il carpo, e tra il carpo e la mano, la lunghezza dei piedi ambulatori, la disposizione a forma di falce del dattilo dei due ultimi piedi ambulatori nell' *Achaeus* e nello *Stenorhynchus*, quale si riscontra in alcune specie di *Latreillia* (*Latreillopsis*), ed in tutti quei Dromiacei che fissano una spugna sul dorso, la formula branchiale, che si rapporta strettamente a quella degli Inachidi (esiste però una branchia della serie *c'* nel penultimo piede ambulatore), fanno indubbiamente riconoscere che gli Oxyrhynchi sono derivati da una forma molto vicina alla *Latreillia*.

La lunghezza dei piedi ambulatori deve quindi apparire d'una certa importanza morfologica nello studio degli Oxyrhynchi, perchè rappresenta un carattere proprio del tipo originario. Con ragione H. Milne Edwards ha preso in considerazione questo carattere come elemento di classifica per la prima tribù di questa famiglia. Tutti quegli Oxyrhynchi che egli ha indicato col nome di Macropodiens, caratterizzati dalla lunghezza dei piedi ambulatori, sopra tutto di quelli del 2º e 3º paio, assai più lunghi dei chelopodi, e due volte e mezzo così lunghi che la porzione postfrontale dello scudo cefalotoracico, vengono anche da me raggruppati per costituire la prima famiglia degli Oxyrhynchi o Inachidae.

Divido la medesima in due sottofamiglie: Inachinae, nella quale il 6º segmento dell' addome è costantemente fuso col telson (tipi *Leptopodia, Inachus, Inachoides*) e Macropodinae, nella quale non si presenta giammai questo carattere (tipi *Camposcia, Eurypodius, Macrocheira, Doclea, Libidoclea, Libinia*).

La divisione della seconda famiglia o Majidae richiede la conoscenza di alcuni fatti, i quali non ebbero finora una giusta considerazione dagli autori che si sono occupati di questo gruppo di Decapodi. H. M. Edwards, Dana, Stimpson e recentemente anche Miers [1] aveano già posto attenzione al fatto che gli occhi degli Oxyrhynchi sono più o meno rettrattili, e che alcuni si possono nascondere in una cavità orbitaria (Maïens cryptophthalmes), altri no (Maïens phanérophthalmes), ma nessuno ha pensato mai di spiegare questo fatto.

[1] Miers, E., On the Classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha ecc. in: Journ. Linn. Soc. London Vol. 14 1879.

Digitized by Google

In alcune forme gli occhi si possono nascondere, perocchè si è formata una vera cavità orbitaria, in altre non si possono nascondere, perchè non si è formata una tale cavità.

Come ho dimostrato in un mio precedente lavoro[1], l'orbita dei Brachyuri è il risultato dell' unione di 4 lobi o denti che sono omologhi alle spine che armano il margine anteriore dello scudo dei Caridi.

Pigliando in considerazione i Majidi, si osserva che alcune volte lo scudo, ripiegandosi al disotto per limitare le camere branchiali, abbraccia la base del peduncolo oculare, senza dar luogo alla formazione d'una cavità orbitaria (*Simocarcinus*); altre volte all' innanzi ed al disopra del peduncolo il tegumento si estroflette per costituire un lobo sopraccigliare o dente preoculare (*Menaetius*, *Acanthonyx*); in altri casi forma anche un lobo orbitario esterno o dente postoculare (*Pisa*, *Lissa*), a cui in alcuni casi (*Herbstia*) se ne aggiunge un terzo (lobo o dente preorbitale) che completa l'orbita al disopra, e nella *Maja* se ne aggiunge un quarto (lobo o dente orbitario inferiore).

In base a questi risultati, la famiglia Majidae rimane così suddivisa in tre sottofamiglie facili a riconoscere per i seguenti caratteri:

a) Orbita o non formata affatto, oppure rappresentata da un sol lobo o dente preoculare. Subfam. Acanthonychinae (Acanthonychinae e Stenociopinae di Miers); tipi *Stenocenops*, *Huenia*, *Acanthonyx*, *Menaetius*, *Xenocarcinus*.

b) Orbita costituita esclusivamente di 2 lobi o denti (preoculare e orbitario esterno o postoculare), i quali o si sviluppano poco, per cui la cavità orbitaria rimane incompleta, lasciando un largo hiatus al disopra ed al disotto (*Pisa*), oppure si sviluppano maggiormente (*Lissa*) e, riunendosi per sutura o saldandosi tra di loro, formano un' orbita completamente circolare. Subfam. Pisinae; tipi *Pisa*, *Hyas*, *Mitrax*, *Pericera*, *Othonia*, *Macrocoeloma*, *Criocarcinus*.

c) Orbita costituita di 3 o 4 lobi o denti, i quali, come nel caso precedente, formano un' orbita completa (*Herbstia*, *Eurynome*) od incompleta (*Schizophrys*, *Maja*). Subfam. Majinae; tipi *Herbstia*, *Cyclax*, *Maja*, *Micippe*, *Eurynome*.

In questa mia classificazione i rapporti morfologici delle due prime famiglie mi sembrano meglio conservati che non in tutte le altre proposte dagli autori precedenti; essa risponde meglio d'ogni

[1] Cano, Sviluppo dei Portunidi ecc.

Digitized by Google

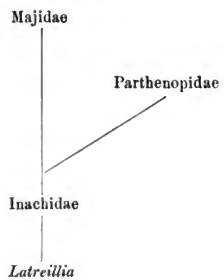
altra alle condizioni già fatte constatare nello sviluppo. Così MIERS riferisce la *Pisa* ai Majidi e colloca la *Lissa* tra i Pericéridi, mentre che questa ha uno sviluppo completamente identico a quello della *Pisa* e non dovrebbe nè anche formare un genere a parte.

In opposizione alle vedute di H. M. EDWARDS, gl' Inachidi rappresentano intanto le forme più basse di questo gruppo, i Majidi le forme più elevate.

Per quanto riguarda la terza famiglia di questo gruppo o Parthenopidae (alla quale assegno i medesimi limiti e la medesima suddivisione proposta da MIERS), essa è costituita da forme maggiormente modificate in rapporto al tipo primitivo, come sarebbero i Leucosiadi ed i Calappidi tra gli Oxystomi.

Tra tutti i Majidi, gli Acanthonychidi (*Simocarcinus*) sono le forme che più si appressano ai Parthenopidi, sia per l'aspetto generale del corpo, sia per il rapporto nella lunghezza tra i chelopodi ed i piedi ambulatori, sia per la disposizione dei piedi mascellari esterni.

I rapporti morfologici degli Oxyrhynchi si possono quindi rappresentare collo schema seguente.



Spiegazione delle tavole 34 a 36.

Elenco delle abbreviazioni.

A^1 = antenne superiori, A^2 = antenne inferiori, *a* = ano, *ad* = addome, *Ao* = aorta. *B* = bocca, *Bg* = bocca della gastrula. *C* = cervello, *Cer* = coni cristallini, *Ce* = cieco intestinale, *Cg* = grosse cellule ganglionari, *Coer* = cellule del cono cristallino, *Col* = cordoni laterali, *Cil* = cuticola larvale, *Cu* = cuore, *Cuc* = cuticola corneale. *Ect* = ectoderma, *Ent* = entoderma, *eps* = epistoma, *Es* = esofago. *Gla* = glandola antennale, *Glc* = ganglio commessurale, *Glcv* = catena gangliare ventrale, *Glo* = ganglio ottico, *Glr* =

Digitized by Google

ganglio retinico. *Ia* = intestino anteriore, *Im* = intestino medio, *Ip* = intestino posteriore. *Lc* = lobi cefalici, *Li* = labbro inferiore, *Lo* = lobi ottici, *Ls* = labbro superiore. *m* = muscoli, *Mamd* = muscoli adduttori delle mandibole, *Md* = mandibola, *Mes* = mesoderma, Mx^1 = mascella del primo paio, Mx^2 = mascella del secondo paio. *no* = nervo ottico, *Ns* = nuclei di Semper. *o* = occhio, *oi* = occhio impari. Pa^{1-5} = piedi ambulatori, *Pg* = pigmento, *Pl* = pleopodi, *Plta* = placca toraco-addominale, Pmx^{1-3} = piedi mascellari, *Prt* = proctodaeum. *re* = ramo esterno, *ri* = ramo interno, *rp* = rostro primitivo, *rs* = rostro secondario. *Sc* = scudo cefalico, *Sep* = sacco epatico, *Std* = stomodaeum. *V* = vitello, *Vap* = valvola pilorica. *Zg* = zona di gemmazione.

Tavola 34.

Maja verrucosa.

Fig. 1. Corpuscoli seminali liberi e contenuti in spermatoforo, visti a forte ingrandimento (Zeiss. Obj. $^1/_{12}$ Oc. 3) nel cemento che agglutina l'uovo.
Fig. 2. Uovo che si circonda di cemento in corrispondenza del receptaculum seminis (Zeiss Obj. A. Oc. 2).
Fig. 3. Uovo aderente ai peli dei pleopodi per mezzo di due peduncoli.
Fig. 4. Prima fase di segmentazione dell' uovo. 4bis la medesima vista in sezione.
Fig. 5. Seconda fase di segmentazione.
Fig. 6. Terza fase di segmentazione.
Fig. 7, 8. Quarta fase di segmentazione.
Fig. 9. Quinta fase di segmentazione.
Fig. 10. Sesta fase di segmentazione; 10bis la medesima vista in sezione.
Fig. 11. Settima fase di segmentazione.
Fig. 12. Perimorula; 12bis la medesima vista in sezione.
Fig. 13. Prima fase di sviluppo dell' embrione: disco germinativo e bocca della gastrula.
Fig. 14. Seconda fase: lobi cefalici e placca toraco-addominale.
Fig. 15. Terza fase: lobi cefalici, placca toraco-addominale e cordoni laterali.
Fig. 16. Quarta fase: l'area dei lobi cefalici si è suddivisa in tre lobi secondarii; al disopra della placca toraco-addominale cominciano a sollevarsi le mandibole.
Fig. 17. Embrione nel tipico stadio di Nauplius.
Fig. 18. Stadio più avanzato, nel quale comincia a sollevarsi l'addome.
Fig. 19. Embrione colle tre appendici nauplitiche già formate.
Fig. 20. Embrione colle appendici nauplitiche e col labbro superiore.
Fig. 21. Embrione colle appendici nauplitiche e colle due paia di mascelle.
Fig. 22. Embrione colle appendici nauplitiche, colle due paia di mascelle e colle due prime paia di piedi mascellari.
Fig. 23. Embrione tolto dall' uovo, per mostrare la disposizione piramidale del vitello nutritivo sul dorso.
Fig. 24. Embrione con pigmento oculare, tolto dall' uovo.
Fig. 25. Embrione al momento che esce dall' uovo, rivestito della cuticola embrionale.
Fig. 26. Zoëa.
Fig. 27. Metazoëa.
Fig. 28. Megalopa (7 volte ingrandita).

Digitized by Google

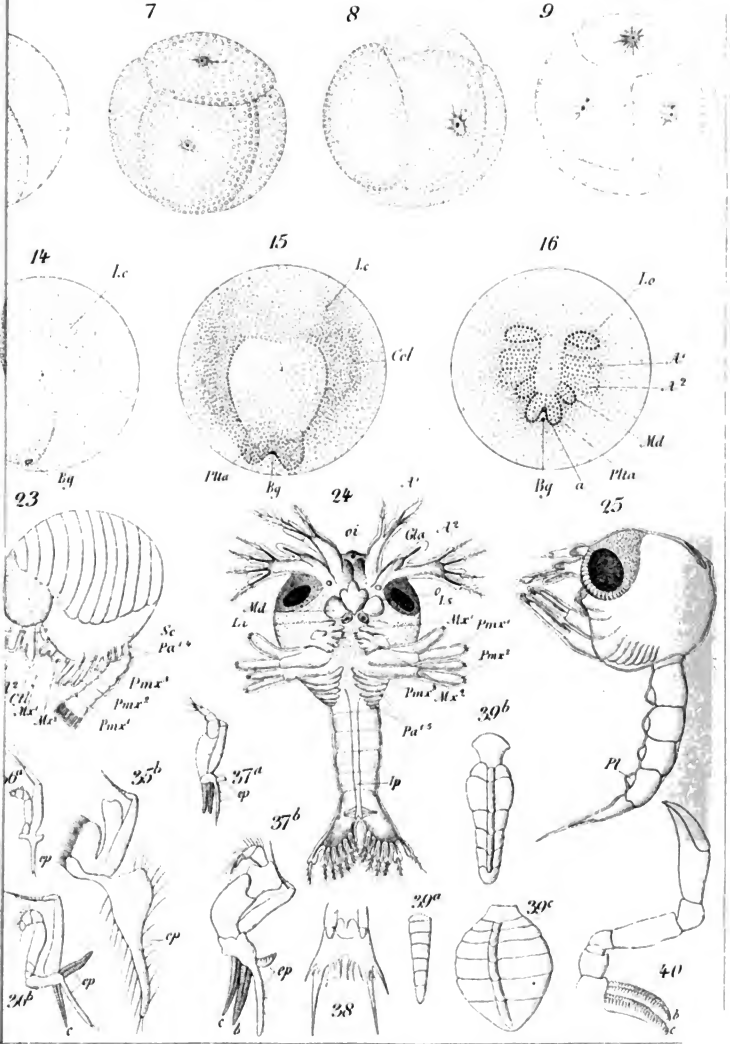
Fig. 29. Stadio postlarvale (4 volte ingrandito).
Fig. 30. *Maja* giovine (grandezza naturale).
Fig. 31a, b, c. Differenti fasi di sviluppo delle antenne.
Fig. 32a, b, c. Differenti fasi di sviluppo delle mandibole.
Fig. 33a, b. Differenti fasi di sviluppo della mascella del primo paio.
Fig. 34a, b, c. Differenti fasi di sviluppo della mascella del secondo paio.
Fig. 35a, b. Differenti fasi di sviluppo del primo piede mascellare. *b*, *c* e *ep* branchie (secondo le formule di CLAUS).
Fig. 36a, b. Differenti fasi di sviluppo del secondo piede mascellare.
Fig. 37a, b. Differenti fasi di sviluppo del terzo piede mascellare.
Fig. 38. Segmento anale di Zoëa.
Fig. 39a. Addome nello stadio postlarvale, 39b di maschio adulto, 39c di femina adulta.
Fig. 40. Chelopode di Megalopa colle appendici branchiali.

Tavola 35.

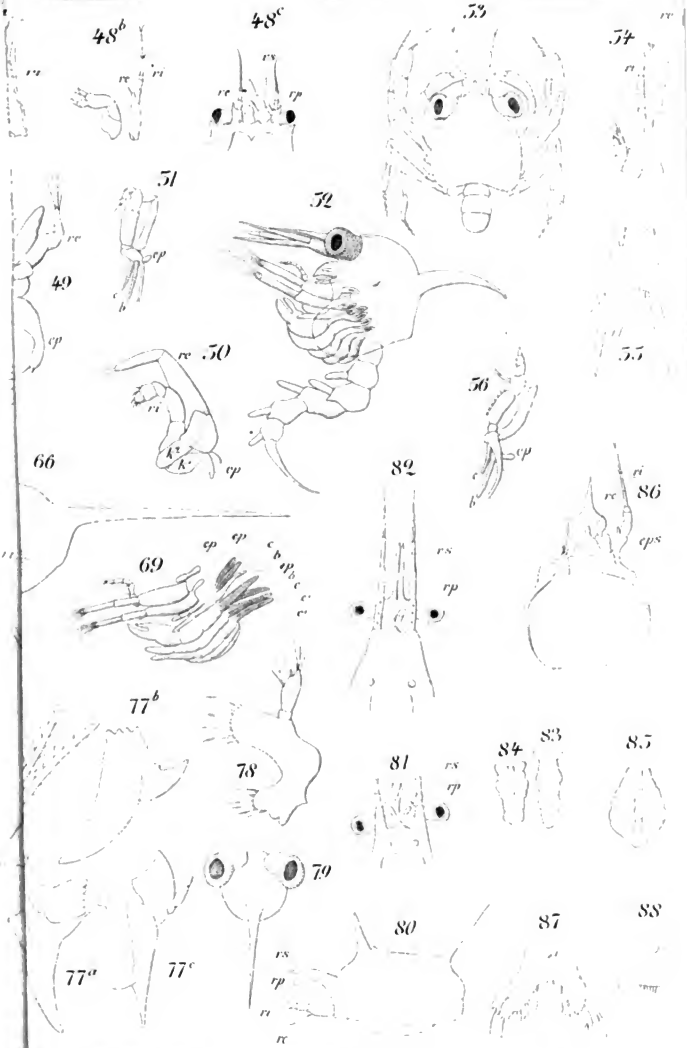
k^1 e k^2 = articoli della protopodite; *b*, *c*, *c'* e *ep* = branchie.

Fig. 41—44. Zoëa, Metazoëa, Megalopa e stadio postlarvale di *Pisa*.
Fig. 45—51. *Lissa*.
45. Stadio postlarvale.
46. Scudo di Zoëa, visto dalla superficie frontale.
47. Segmento anale di Zoëa.
48a, b, c. Differenti fasi di sviluppo delle antenne.
49, 50, 51. Primo, secondo e terzo piede mascellare di Megalopa.
Fig. 52—56. *Herbstia*.
52, 53. Metazoëa e Megalopa.
54. Antenne di Metazoëa.
55. Segmento anale della stessa.
56. Terzo piede mascellare di Megalopa.
Fig. 57—59. *Eurynome*.
57. Zoëa.
58. Antenna esterna della stessa.
59. Segmento anale della stessa.
Fig. 60—63. *Acanthonyx*.
60. Metazoëa.
61. Antenna esterna della stessa.
62. Segmento anale di Zoëa.
63. Scudo di Zoëa visto dalla superficie frontale.
Fig. 64—69. *Lambrus*.
64, 65, 66. Zoëa, Deutozoëa e Metazoëa.
67. Antenne di Metazoëa.
68. Segmento anale di Zoëa
69. Appendici toraciche di Metazoëa.
Fig. 70. Zoëa di *Stenorhynchus phalangium*.
Fig. 71. Zoëa di *Inachus scorpio*.
Fig. 72. Megalopa di *Stenorhynchus*.
Fig. 73. Stadio postlarvale dello stesso.
Fig. 74. Segmento anale di Zoëa di *Stenorhynchus*.

Digitized by Google

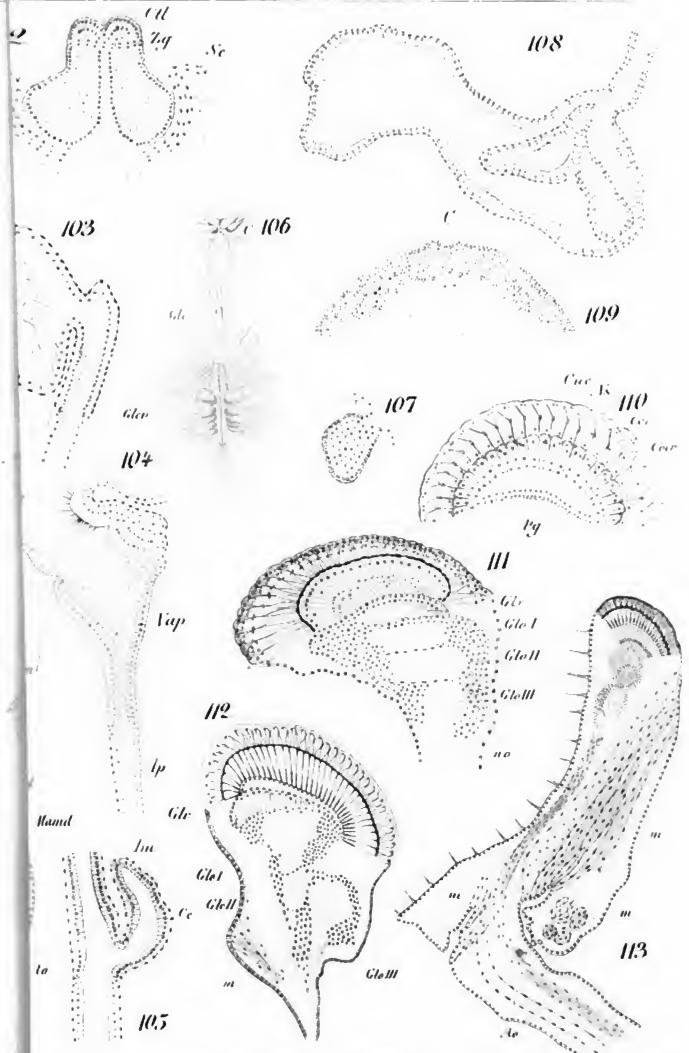


Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Fig. 75. Segmento anale di Zoëa di *Inachus*, rivestito della cuticola larvale.
Fig. 76. Antenna esterna d'*Inachus*, rivestita della cuticola larvale.
Fig. 77—85. *Stenorhynchus.*
77a Mandibola di Zoëa, 77b vista di lato, 77c mandibola di Megalopa.
78. Mascella del primo paio di Zoëa.
79. Scudo di Zoëa, visto dalla superficie frontale.
80. Scudo di Megalopa, visto di lato.
81, 82. Regione antennaria nello stadio postlarvale ed adulto.
83. Addome nello stadio postlarvale.
84 e 85. Addome di maschio e femina adulti.
Fig. 86. Scudo di Megalopa di *Maja.*
Fig. 87. Segmento anale di embrione d'*Ilia.*
Fig. 88. Segmento anale di Zoëa della stessa.

Tavola 36.

Fig. 89. Disco germinativo e bocca della gastrula, visto a forte ingrandimento (Zeiss Obj. C, Oc. 2). 89bis Gastrula in sezione.
Fig. 90. Gastrula nella fase B; 90bis la medesima in sezione.
Fig. 91. Gastrula nella fase C; 91bis la medesima in sezione trasversale.
Fig. 92. Sezione della gastrula e dei lobi cefalici nella fase B.
Fig. 93. Sezione della gastrula e dei lobi cefalici nella fase C.
Fig. 94. Sezione sagittale dell' embrione nella fase D.
Fig. 95. Sezione sagittale dell' embrione nella fase F.
Fig. 96. Sezione sagittale dell' embrione nella fase G.
Fig. 97. Sezione trasversale dell' embrione nella fase H.
Fig. 98. Sezione sagittale dell' embrione nella fase I.
Fig. 99. Sezione trasversale dell' embrione nella fase M.
Fig. 100. Sezione sagittale dell' embrione nella fase K.
Fig. 101. Sezione sagittale di Zoëa.
Fig. 102. Addome nello stadio I (Zeiss Obj. B, Oc. 2).
Fig. 103. Sezione del sacco epatico e dell' intestino di Zoëa.
Fig. 104. Sezione longitudinale dello stomaco, dell' intestino medio e posteriore.
Fig. 105. Sezione d'un cieco intestinale nello stadio di Megalopa.
Fig. 106. Sistema nervoso di *Maja* adulta (grandezza naturale).
Fig. 107. Glandola antennale di Zoëa (Zeiss Obj. C, Oc. 2).
Fig. 108. Glandola antennale di Megalopa, vista in sezione (Zeiss Obj. B, Oc. 2).
Fig. 109. Sezione del cervello e degli occhi nello stadio K (Zeiss Obj. B, Oc. 2).
Fig. 110. Sezione della sfera diottrica dell' occhio nell' ultimo periodo embrionale (Zeiss Obj. B, Oc. 2).
Fig. 111. Occhio di Zoëa, visto in sezione (Zeiss Obj. B, Oc. 2).
Fig. 112. Occhio di Megalopa, visto in sezione (Zeiss Obj. A, Oc. 1).
Fig. 113. Occhio di *Maja* adulta in sezione (8 volte ingrandito).

Digitized by Google

Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien.

von

Johan Hjort
in Christiania.

Mit Tafel 37—39.

Während in den letzten 10—15 Jahren die Forscher, welche sich mit der Untersuchung der Tunicaten beschäftigt haben, fast nur die Morphologie derselben und von den Knospungen hauptsächlich diejenigen der Salpen und von *Pyrosoma* berücksichtigten, basirt unsere Kenntnis von der Entwicklung der Knospen bei den zusammengesetzten Ascidien beinahe ausschließlich auf älteren Arbeiten.

Vor allen Anderen sind hier KOWALEWSKY (**18** und **19**), welcher *Amaroucium*, *Didemnum styliferum* und *Perophora* studirte, sowie DELLA VALLE (**7**: *Didemnum*, *Distaplia* und *Botryllus*), endlich SEELIGER (**31**: *Clavelina*) zu nennen[1].

Die genannten Forscher stimmen in vielen wesentlichen Punkten überein, in anderen, z. B. was die Herkunft des Nervensystems angeht, stehen sie im größten Widerspruche zu einander. Von Herrn Professor R. HERTWIG wurde ich daher aufgefordert, die Knospung bei den zusammengesetzten Ascidien von Neuem zu studiren. Ich habe mich bald auf *Botryllus* beschränkt, und die Resultate, die ich hier erzielte, veranlassten mich, weiterhin auch bei der Larve die Bildung des Nervensystems näher zu untersuchen. So ist meine Arbeit allmählich zu einem Vergleich der Entwicklung des Nervensystems in Knospe und Larve geworden. Gleichzeitig habe ich

[1] Die fetten Zahlen beziehen sich auf die Nummern in der Litteraturliste (unten pag. 585 ff.).

Digitized by Google

auch einige Resultate über andere Organe bei den Knospen gewonnen[1].

Ich hoffe, dass meine Arbeit einigermaßen dazu beitragen wird, einige der strittigen Fragen zu entscheiden. Sie ist theils in dem Zoologischen Institut zu München unter Leitung von Herrn Professor Richard Hertwig, theils in der Zoologischen Station zu Neapel ausgeführt worden. Ich erlaube mir hier meinem verehrten Lehrer Professor Hertwig meinen besten Dank für das große Interesse auszusprechen, welches er während meines Aufenthalts in München an meinen Studien und besonders an dieser Arbeit genommen hat. Eben so bin ich Herrn Professor Dohrn für die große Liberalität, welche er mir durch Gewährung eines Arbeitsplatzes erwiesen hat, zu vielem Danke verpflichtet.

Ich habe mehrere Arten von *Botryllus* untersucht, hauptsächlich *violaceus*, dann auch *aurolineatus*. Da die Knospung aber bei beiden Arten in ganz ähnlicher Weise verläuft, so halte ich es nicht für nöthig, jedes Mal die Species ausdrücklich zu nennen. — Zum Conserviren benutzte ich die von van Beneden & Julin (2) und die von Davidoff (5) empfohlenen Reagentien, nämlich Acid. acet. glac. resp. 2 Theile conc. Sublimatlösung + 1 Theil Acid. acet. glac. In ersterer Flüssigkeit wurde das Material 2 Minuten, in letzterer 15—30 Minuten fixirt. Ich war hauptsächlich auf Schnittserien angewiesen.

Litteraturverzeichnis.

1. van Beneden, E., & Ch. Julin, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. in: Arch. Biol. Tome 5 1884.
2. —— Recherches sur la morphologie des Tuniciers. ibid. Tome 6 1886.
3. Braem, F., Untersuchungen über Bryozoen des süßen Wassers. in: Bibl. Z. (Chun & Leuckart) 6. Heft 1890.
4. Davenport, C. B., Observations on budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 22 1891.
5. Davidoff, M. v., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* etc. 2 Theile. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1889 und 1891.
6. Della Valle, A., Recherches sur l'anatomie des Ascidies composées. in: Arch. Ital. Biol. Tome 2 1882.

[1] Eine vorläufige Mittheilung ist inzwischen bereits im 15. Jahrg. des Zool. Anzeigers (No. 400 pag. 328—332) erschienen.

Digitized by Google

7. Della Valle, A., Sur le bourgeonnement des Didemnides et des Botryllides etc. ibidem.
8. Ganin, M., Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1871.
9. Giard, A., Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. in: Arch. Z. Expér. Tome 1 1872.
10. —— Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* et sur la Poecilogonie chez les Ascidies composées. in: Compt. Rend. Tome 112 1891.
11. Herdman, W. A., Report on the Tunicata. Part. 2. in: Rep. Challenger Vol. 14 1886.
12. Hertwig, R., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873.
13. Jourdain, S., Observations sur la blastogénèse continue du *Botrylloides rubrum* M. E. in: Compt. Rend. Tome 103 1886.
14. Julin, Ch., Etude sur l'hypophyse des Ascidies et sur les organes qui l'avoisinent. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 1 1881.
15. Korotneff, A., Die Knospung der *Anchinia*. in: Zeit. Wiss. Z. 40. Bd. 1884.
16. Kowalewsky, A., Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 10 1886.
17. —— Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.
18. —— Sur le bourgeonnement du *Perophora* L. (trad. par A. Giard). in: Revue Sc. N. Montpellier 1874.
19. —— Über die Knospung der Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 10. Bd. 1874.
20. Krohn, A., Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Botrylliden. in: Arch. Naturg. 35. Jahrg. 1869.
21. —— Über die früheste Bildung der *Botryllus*-Stücke. ibidem.
22. Kupffer, C., Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 8. Bd. 1872.
23. Lang, A., Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere etc. Jena 1888.
24. Loeb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. 2. Theil. Würzburg 1891.
25. Maurice, Ch., Etude monographique d'une espèce d'Ascidies composées. in: Arch. Biol. Tome 8 1888.
26. Metschnikoff, E., Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 13 1868.
27. Oka, A., & A. Willey, On a new genus of Synascidians from Japan. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 33 1892.
28. Pizon, A., Sur la blastogénèse chez les larves d'*Astellium spongiforme*. in: Compt. Rend. Tome 112 1891.
29. —— Observations sur le bourgeonnement de quelques Ascidies composées. ibidem.
30. Salensky, W., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrbücher Morph. Abth. 5. Bd. 1891.
31. Seeliger, O., Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 85. Bd. 1882.

Digitized by Google

32. Seeliger, O., Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885.
33. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. ibid. 23. Bd. 1889.
34. —— Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890.

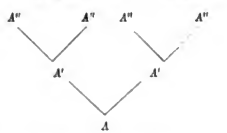
Die erste Anlage der Knospen.

In der Art wie es KROHN in seinen alten, aber sehr correcten Aufsätzen (**20** und **21**) beschrieben hat, ist es auch mir gelungen, die Festsetzung der Larve, die erste Knospung und die spätere Ausbildung der Colonien zu beobachten.

KROHN schildert, wie die freischwimmende Larve, durch ihre S in der Achse des Körpers vorhandenen Stolonen charakterisirt, sich festsetzt, wie die Stolonen sich radiär ausbreiten, wie die Larve selbst größer und größer wird und die erste Knospe aus sich hervorgehen lässt. Ich habe dies während meines Aufenthaltes in Neapel in meinen Aquarien beinahe jeden Tag beobachtet. Die in die Aquarien versenkten Objectträger wiesen oft schon am nächsten Tage zahlreiche festsitzende Larven mit jungen Knospenanlagen auf. Von einigem Interesse scheint es mir zu sein, dass ich mehrmals die Anlage der ersten Knospe bei Larven gefunden habe, die sich gerade festsetzten und den Schwanz noch nicht abgeworfen hatten. Die kleine Knospenanlage wächst mehr und mehr; bevor nun aber, wie KROHN es beschreibt, der Sprössling seine Reife erreicht, schrumpft das Mutterthier ein und geht zu Grunde.

Die größer gewordene, aus der Larve hervorgegangene Knospe treibt weitere Sprossen, und zwar in der Regel 2, stirbt aber selbst, noch bevor ihre beiden, die 3. Generation darstellenden Knospen ausgewachsen sind.

In der 4. Generation, die aus zwei Paaren — jedes aus einem der beiden Thiere der 3. Generation hervorgegangen — besteht, rücken die Thiere schon mit ihren Egestionsöffnungen gegen einander, und wir haben eine kleine typische Colonie vor uns. Die Vergrößerung derselben kommt nun durch fortgesetzte Knospungen zu Stande, während die Mutterthiere zu Grunde gehen. JOURDAIN (**13**) hat diesen Process geschildert. Er nennt die Knospung von diesem Stadium der Colonie ab centripetal und giebt dafür beistehendes Schema.



Digitized by Google

Wie KROHN bereits angedeutet hat, herrscht aber hierin keine absolute Regelmäßigkeit. Dies wird schon dadurch genügend bewiesen, dass bei den jungen Colonien, und selbstverständlich noch mehr bei den älteren, die Zahl der Individuen und der Knospen stark wechselt. Zwar findet man meist 2 Knospen, eine auf jeder Seite, aber zuweilen treten auch 3, ja 4 auf.

Auch die Aufeinanderfolge der Generationen verläuft bei etwas älteren Colonien nicht ganz regelmäßig. Dass die Thiere zu Grunde gehen, wenn ihre Knospen ausgewachsen sind, scheint speciell für die frühesten Generationen die Regel zu sein; dass aber auch bei älteren Colonien wirklich ein Individuen-Wechsel, wenn auch mit weniger Regelmäßigkeit, vor sich geht, habe ich auf's unzweideutigste beobachtet.

Die erste Knospenanlage der Botrylliden ist von METSCHNIKOFF (**26**) und später von DELLA VALLE (**7**) als eine zweiblättrige Blase beschrieben worden, deren inneres Blatt aus der Peribranchialblase hervorgeht, während das äußere vom Ektoderm des Mutterthieres abstammt. GIARD (**9**) hat für die Botrylliden auch eine zweite Knospungsweise, die »stoloniale«, beschrieben und sie der anderen, die er als palleale bezeichnet, gegenübergestellt. Da er aber den Verlauf dieser Knospung nie beschrieben, geschweige denn mit Abbildungen illustrirt hat, und seine Auffassung auch in der ausgezeichneten Abhandlung von DELLA VALLE später nicht bestätigt wurde, so würde ich seine Ansicht nicht erwähnt haben, wenn er selbst nicht vor Kurzem auf dieselbe zurückgekommen wäre. Er sagt nämlich (**10**): »Toutefois, il ne me paraît pas suffisamment établi, que ces organes [die Stolonen] ne contribuent en aucun moment à la production de nouveaux individus.«

Auch HERDMAN spricht von einer »stolonialen« Knospung. Indem er gegen die Auffassung von DELLA VALLE polemisirt, der zufolge bei den Botrylliden jede Knospung palleal ist, sagt er (**11** pag. 24): I have been able to satisfy myself, however, that DELLA VALLE is mistaken on this point, and that in the case of one species at least (*Sarcobotrylloides Wyvillii*) buds are formed in the dilatations on the vessels of the test, and therefore probably the observations of MILNE-EDWARDS, GIARD and others, in which the »marginal tubes« were described as being connected with reproduction by gemmation, were perfectly correct.«

Während nun HERDMAN sich denkt, dass die später auftretende, innere Blase der Knospenanlagen von »undifferentiated blood corpus-

Digitized by Google

cles, which in the young animal are formed from the hypoblast, « gebildet wird, scheint es mir, dass GIARD sich mehr zu der Auffassung GANIN's neigt, dass nämlich die innere Blase durch eine Invagination des Ektoderms des Stolos gebildet wird. Leider spricht er sich darüber gar nicht deutlich aus.

Diese beiden Auffassungen, die mir ja auch außerordentlich wenig morphologische Wahrscheinlichkeit zu haben scheinen, habe ich nicht bestätigen können.

Wie alle übrigen Autoren, welche diese Stolonen der Botrylliden etwas genauer studirt haben, sehe auch ich sie als reine Ektodermausstülpungen entstehen. Die erste kolbenförmige Ausstülpung (Taf. 37 Fig. 3) nämlich verlängert und verzweigt sich und tritt mit den benachbarten in Verbindung; so bildet sich ein dichtes Geflecht von verzweigten, mit einander anastomosirenden Ausläufern, aus dem sich wieder immer kleine, neue Endanschwellungen emporheben (Fig. 8). Letztere, die als der Sitz der stolonialen Knospung betrachtet worden sind, sind wiederum einschichtige Blasen mit hohem, charakteristischem Cylinderepithel (Fig. 5), in denen das Blut in großem Bogen längs den Wänden cirkulirt. Niemals hingegen habe ich etwas gesehen, was auf eine Bildung einer inneren Blase weder von dem Ektoderm selbst, noch von sich zusammendrängenden Mesodermzellen hindeutet.

Der einzige Beweis, den GIARD für seine Auffassung angeführt hat, ist der, dass die oft vorhandenen entfernteren Knospen nur durch stoloniale Knospung entstanden sein können. Auch ich habe Knospen entfernt von den Mutterthieren gefunden und kann sehr leicht verstehen, wie man den von den Knospen ausgehenden einschichtigen Strang in Verbindung mit dem Stolonengeflecht setzen konnte, namentlich wenn dieses dicht ist. Aber immer ist es mir gelungen, zu verfolgen, dass der Verbindungsstrang sich zu einem älteren Thier hin erstreckt, auch befanden sich diese Knospen stets auf älteren Stadien, deren allmähliche Verschiebung bis zu ihrer von dem Mutterthiere entfernten Lage man, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, leicht verfolgen kann.

Was die von HERDMAN (11 Taf. 4 Fig. 13) abgebildete Knospe betrifft, so widerspricht sie allen früheren und auch meinen Beobachtungen. Ich habe ähnliche Bilder gesehen, wo ältere Knospen in Rückbildung waren, wo aber auch immer ihr Verbindungsstrang zu einem älteren Thiere direkt verfolgt werden konnte.

So lange also die Auffassungen von HERDMAN und GIARD nicht

Digitized by Google

durch eine Beschreibung des factischen Verlaufs einer solchen stolonialen Knospung unterstützt werden, darf man behaupten, dass die von METSCHNIKOFF und DELLA VALLE beschriebene palleale Knospung bei den Botrylliden auch die einzige ist. Sie beginnt schon sehr früh im Leben des Mutterthieres: bei der Larve also, wie erwähnt, oft wenn der Schwanz abgeworfen wird, bei der jungen Knospe schon lange, bevor die Kiemenspalten auch nur angedeutet sind.

Die Entstehung der Knospen ist aber nicht auf dieses Stadium beschränkt; auch viel ältere Knospen zeigen oft ganz junge Knospenanlagen. Nie habe ich aber ein erwachsenes Thier mit einer beginnenden Knospe gesehen.

Was nun den Ort betrifft, wo die Knospen entstehen, so liegt er meist, wie DELLA VALLE sagt, im vorderen Drittel; indessen giebt es Ausnahmen von dieser Regel, denn die ersten Knospen, die Knospen der Larve, treten, wie auch schon KROHN bemerkt, immer in der Herzgegend auf, das heißt sehr weit hinten. Die Lage der Knospen der späteren Generationen kann vielleicht aus den Raumverhältnissen abgeleitet werden, indem bei den dichtstehenden Thieren das vordere Drittel der einzig freiliegende Theil ist.

Wie DELLA VALLE auf seiner Figur 35 angedeutet hat, besteht nun die erste Spur der Knospe aus einer allmählich größer werdenden Verdickung der Epithelien des »parietalen« Blattes der Peribranchialblase. Man sieht dies auf meinen Fig. 6 (Taf. 37), 31 und 32 (Taf. 38); auf Fig. 7 sieht man ferner, wie diese Verdickung sammt dem Ektoderm allmählich ausgebuchtet wird und wie zum Schlusse eine ausgestülpte, zweiblättrige Blase zu Stande kommt. Die innere Schicht dieser Blase legt sich der äußeren unmittelbar an und besteht aus einem cubischen Epithel, während die äußere aus Plattenepithel, ähnlich dem der Haut des Mutterthieres, gebildet wird. Zwischen beiden sieht man zahlreiche Mesodermzellen und zuweilen auch die einwandernden Geschlechtsorgane (s. hierüber unten pag. 605). Auf diesem frühen Stadium kann man sich schon leicht über die Lage der Achsen des späteren Thieres orientiren. Die größte Achse der etwas in die Länge gezogenen Blase wird immer zur Längsachse des daraus hervorgehenden Thieres, und das dem Verbindungsstiele abgewandte Ende der Achse bleibt immer der vordere Pol derselben (Taf. 37 Fig. 9). Ferner liegt immer die Rückenseite der Knospe dem Mutterthier zugewandt, und dies erleichtert die Orientirung der Knospen ungemein.

Während der weiteren Entwicklung wird die Übergangsstelle zwischen Mutterthier und Knospe (Fig. 4) mehr und mehr eingeschnürt und zu einem Stiel ausgezogen, der aus zwei concentrischen Cylindern besteht; der äußere ist ektodermal, der innere ist aus der Wand der Peribranchialblase gebildet (Fig. 9). Die Wände des inneren verkleben nun mit einander. Hierdurch wird natürlich das Lumen der inneren Blase von dem der Peribranchialblase getrennt. Der compacte innere Stiel reißt entzwei, und jetzt findet man, dass der Verbindungsstiel der Knospenanlage mit dem Mutterthiere allein aus einem dünnwandigen Ektodermcylinder mit darin eingeschlossenen wandernden Mesodermzellen besteht.

Denkt man sich nun diesen dünnen Stiel in die Länge gezogen, so erhält man die entfernt liegenden Knospen, von denen GIARD spricht.

Ihrem Bau nach stimmt die geschilderte Anlage mit den Knospenanlagen anderer Ascidien überein: dort wie hier haben wir eine zweiblättrige Blase, und zwischen den beiden Blättern wandernde Mesodermzellen. Fragt man aber nach dem Ursprung dieser beiden Blätter, so findet man bei den verschiedenen Gruppen sehr große Differenzen.

Bei *Distaplia* und *Didemnum* (6 und 7) ist die innere Blase eine directe Ausbuchtung des Darmes, bei *Clavelina* wird sie von der Scheidewand des Stolos gebildet (31), bei *Amaroucium* von der Scheidewand des Postabdomens (19). Wie nun VAN BENEDEN & JULIN (2) für *Clavelina* und MAURICE (25) für *Amaroucium* bewiesen haben, stehen diese beiden Scheidewände mit dem »Epicardium« in Verbindung. Da dieses wiederum eine rein entodermale Bildung ist, so muss die innere Blase der Knospenanlagen bei sämmtlichen 4 Formen entodermal sein. Dasselbe dürfte wohl auch bei der mit *Clavelina* am meisten übereinstimmenden *Perophora* der Fall sein. — Bei den Botrylliden entsteht sie aus der epithelialen Auskleidung des Peribranchialraumes, dessen Entstehung bei der Larve strittig ist. KOWALEWSKY (17) lässt bei der Larve der einfachen Ascidien die Peribranchialblase als zwei Ektodermeinstülpungen entstehen, zwischen deren Wandungen und dem anliegenden Darme sich die Kiemenspalten bilden. DELLA VALLE hingegen giebt hierüber (7) eine ganz andere Darstellung. Ihm zufolge nimmt diese ektodermale Einstülpung nur einen verschwindenden Antheil an der Bildung der Peribranchialblase. Der Hauptheil wird von einer Entodermausstülpung gebildet, die er auch auf seiner Fig. 38 abge-

Digitized by Google

bildet hat, und er zieht daraus den Schluss, dass die Peribranchialblase aller Individuen der einfachen und zusammengesetzten Ascidien entodermal sei. Hieraus folgert er weiter, dass die innere Blase sämmtlicher Knospengenerationen und alle daraus hervorgehenden Organe von dem ursprünglichen Entoderm der Larve abstammen.

Van Beneden & Julin, welche die Peribranchialcavität für homolog den »canaux branchiaux des Appendiculaires« halten, neigen mehr dazu, das »parietale« Blatt der Blase als ektodermal, das »viscerale« als entodermal zu betrachten. Wenn man also mit Kowalewsky und van Beneden & Julin die Peribranchialblase ektodermal sein lässt, so wird man auch die Knospenanlage als ektodermal betrachten. Nach Della Valle ist sie hingegen wie bei den anderen Ascidien entodermaler Herkunft.

Es war meine Absicht, durch das Studium der Larven von *Botryllus violaceus* mir hierüber eine eigene Meinung zu bilden. Die beschränkte Zeit aber, die mir am Meere zur Verfügung stand, machte mir dies unmöglich. Um so angenehmer war es mir, dass mein Freund A. Willey mir mit großer Liebenswürdigkeit seine Präparate über die Larvenentwicklung von *Ciona intestinalis* zur Verfügung stellte. Aus ihnen geht auf das Klarste hervor, dass bei *Ciona* die ganze Peribranchialcavität ektodermal ist. Man kann deutlich verfolgen, wie die erst schwache Ektodermeinstülpung sich ausbreitet, und wie zwischen ihrer inneren Wandung und dem Darme sich die Kiemenspalten bilden. Da nun selbst Della Valle, welcher die bei *Botryllus* den ganzen Darmtractus umkleidende Peribranchialblase als Peritoneum auffasst, dies Gebilde mit der Peribranchialblase von *Ciona* homologisirt, so scheint es mir durchaus gerechtfertigt, Willey's Resultate ohne Weiteres auf *Botryllus* anzuwenden, und dann gelangen wir zu dem Ergebnis, dass hier die Peribranchialblase, und demgemäß auch die innere Blase und die daraus gebildeten Organe sämmtlicher Knospengenerationen, aus dem Ektoderm der Larve hervorgehen.

Ich werde unten pag. 612 kurz darauf zurückkommen, nachdem ich die weitere Entwicklung der Knospe geschildert habe. Hier möchte ich nur noch aufmerksam machen auf die durch Braem (3) bei den Bryozoen bekannt gewordenen Verhältnisse, wo ebenfalls die innere Blase, die Darmanlage, von dem Ektoderm der Larve herführt.

Digitized by Google

Die weitere Entwicklung der inneren Blase der Knospenanlage.

In der inneren Blase der Knospenanlage kann man, wenn ihr Verbindungsstrang mit dem Mutterthier abgeschnürt wird, oder kurz nachher 3 verschiedene neue Gebilde sich entwickeln sehen: 1) die paarige Anlage der Peribranchialcavität, 2) diejenige des Darmes und 3) die eines dorsalen Rohres, aus welchem die Hypophysis und das Nervensystem hervorgehen. Obwohl alle drei Gebilde sich gleichzeitig entwickeln, ziehe ich es doch vor, sie getrennt zu beschreiben.

A. Die paarige Anlage der Peribranchialcavität.

Della Valle (**7**) lässt, nachdem er die Bildung einer inneren Blase beschrieben hat, diese in drei Abschnitte zerfallen; die beiden seitlichen sollen dann zusammenfließen und dadurch die ganze, später einheitliche Peribranchialcavität bilden. Ähnliche Darstellungen geben Kowalewsky (**18, 19**) und Seeliger (**31**).

Meine Untersuchungen liefern andere Ergebnisse. Man findet an aufgehellten Totalpräparaten im vorderen Theile und längs der ventralen Seite der inneren Blase zwei frontale, parallele Einfaltungen, die immer mehr und mehr nach dem hinteren Pole wachsen. Macht man nun durch solche Knospen Quersehnitte, so sieht man natürlich bis so weit nach hinten, wie diese Falten sich erstrecken, drei Hohlräume, hinter dem Ende der Einfaltungen dagegen eine zusammenhängende Blase (Taf. 37 Fig. 2 und 3 sowie die Quersehnittserie Taf. 38 Fig. 13—19; bei dieser sind zwar die Falten ziemlich weit nach hinten gewachsen, die Figuren geben aber doch ein ganz gutes Bild von den geschilderten Verhältnissen).

Darin kann ich nun mit den genannten Autoren nicht übereinstimmen, dass diese frontale Einfaltungen sich so weit nach hinten erstrecken, dass die 3 Blasen gänzlich von einander getrennt werden. Lange noch während der weiteren Entwicklung bleiben zwei große Öffnungen zwischen der inneren Blase und jeder der beiden seitlichen bestehen, und bei der späteren Trennung dieser seitlichen Blasen von der mittleren werden diese zusammen abgeschnürt. Mithin beruht die dorsale Verbindung zwischen den seitlichen Peribranchialblasen nicht auf einer nachträglichen Verschmelzung, sondern sie ist immer vorhanden gewesen. Wenn die Peri-

Digitized by Google

branchialblase von der mittleren Blase, dem späteren Kiemendarme, abgetrennt wird, so geschieht dies in Form einer sattelförmigen Doppelblase, durch welche die mittlere auf beiden Seiten und dorsal bekleidet wird. Durch Vergleichung der Querschnittserie Fig. 13—19 mit der Reihe von Längsschnitten (Taf. 38 Fig. 22, 23, 28, 29) und mit den topographischen Figuren 2 und 3 (Taf. 37) wird dies leicht verständlich.

Der beschriebene Process scheint eine noch größere Abweichung von der Embryonalentwicklung zu zeigen, als die Darstellung der früher genannten Autoren ergeben würde. Wie ja schon früher erwähnt und allgemein bekannt ist, hat man beim Embryo zwei symmetrische Ektodermaleinsenkungen, die sekundär mit einander verschmelzen. Man kann wohl den geschilderten Process als eine sehr große Abkürzung der Entwicklung betrachten, wie solche bekanntlich überhaupt bei Knospungen sehr oft stattfinden. Ob dasselbe Verhältnis auch bei den von SEELIGER und KOWALEWSKY untersuchten Formen besteht, lässt sich sehr schwer entscheiden. Ich glaube, diese Frage kann bei den außerordentlich kleinen und complicirten Ascidienknospen nur dadurch beantwortet werden, dass man sie in Schnittserien zerlegt, was aber meines Wissens noch nicht geschehen ist.

Diese einheitliche Peribranchialblase entwickelt sich nun derart weiter, dass sie nicht nur den Abschnitt des Kiemendarmes, sondern den ganzen Darmtractus umwächst. DELLA VALLE hat sehr correct beschrieben, wie das parietale Blatt der Peribranchialblase sich überall dem Ektoderm, das viscerale dem Darmtractus anlegt (s. meine Taf. 37 Fig. 4).

Wir werden später sehen, dass ganz dasselbe Verhältnis und derselbe Verlauf der Entwicklung sich bei der Larve feststellen lässt. Auch da sieht man, dass die ektodermale Peribranchialblase sich erst im Bereiche des Kiemendarmes befindet und von hier aus später den Darm umwächst. Die Lumina des Darmes und der Peribranchialblase treten dann durch Vermittlung der Kiemenspalten mit einander in Verbindung.

Bekanntlich hat KOWALEWSKY sowie VAN BENEDEN & JULIN darauf hingewiesen, dass bei den Larven zuerst zwei Paar Kiemenspalten und später die sämmtlichen anderen gebildet werden. So verhalten sich die Knospen nicht. Hier treten viele Kiemenspalten gleichzeitig auf. Sie werden in Reihen, durch dicke Querleisten von einander getrennt, angelegt, und in diesen Reihen bilden sich die

Digitized by Google

einzelnen Spalten, wie KOWALEWSKY gezeigt hat, durch Verlöthung der Epithelien des Darmes und der Peribranchialcavität.

Die Figuren 23 und 29 (Taf. 38) zeigen, wie die Bildung der Ingestionsöffnung durch eine Verschmelzung des Ektoderms mit der Wand des Kiemendarmes eingeleitet wird. In Fig. 30 ist diese verschmolzene Stelle als Mund durchgebrochen. Dieselben Abbildungen lassen erkennen, wie die Egestionsöffnung in ähnlicher Weise durch eine Verschmelzung der dorsalen Wand der Peribranchialblase mit dem Ektoderm und darauf folgende Perforation gebildet wird.

Von einigem Interesse erscheint es, dass Anfangs die Egestionsöffnung ziemlich weit vorn, in der Nähe des Mundes entsteht; von hier aus rückt sie nach hinten an ihren definitiven Platz, wie man leicht beobachten kann (s. unten pag. 596).

B. Der Darmtractus.

Zur selben Zeit, wo die beiden Einfaltungen, welche zur Bildung des Peribranchialraumes führen, sich auf dem Kiemendarm der Knospenanlage bemerkbar machen, sieht man auf letzterem hinten einen kleinen höckerförmigen Auswuchs, die Anlage des Darmtractus. Dieser wächst rasch und dreht sich ventralwärts, vorwärts und nach der linken Seite der mittleren Blase. In Fig. 2 (Taf. 37) sieht man, wie der Darm einen Bogen beschreibt, dessen hinteres blindes Ende nach vorn gewandt ist. Während des weiteren Wachsthums biegt sich dieser Endabschnitt nach hinten und dorsalwärts um (Fig. 3). Noch später, wenn er die definitive Form angenommen hat, besteht er aus zwei Schlingen, und sein Endabschnitt ist nach hinten gerichtet (Fig. 4; man sieht auch, wie der ganze Tractus sich vergrößert und in Ösophagus, Magen und Enddarm differenzirt hat).

Dieses Stadium leitet zu den Verhältnissen beim erwachsenen Thier über. Man findet bei diesem die beiden Darmschlingen des jüngeren Stadiums wieder. In Fig. 3 hat die Peribranchialblase angefangen den Darmtractus zu umhüllen, und in Fig. 4 ist dieser Process beendet. Das parietale Blatt der Peribranchialblase hat sich dem Ektoderm angelegt, und der ganze Darmtractus, mit Ausnahme der Umgebung des Mundes ist von dem visceralen Blatt eingehüllt. (In Fig. 1, welche ein erwachsenes Thier darstellt, konnte ich wegen des complicirten Baues desselben und wegen der Feinheit seiner Gewebe die oben geschilderten Verhältnisse nicht zum Ausdruck bringen, hoffe aber, dass sie durch meine Darstellung genügend erläutert werden.)

Digitized by Google

Auf den bisher beschriebenen Stadien war der Darm ein blind endigender Schlauch. Nun aber (Fig. 4) verlöthet sich sein blindes Ende mit der Peribranchialblase; dann bricht die verlöthete Stelle durch und wird zum After.

Wie wir gesehen haben, durchläuft die *Botryllus*-Knospe ein Stadium, auf welchem wir folgende Verhältnisse vorfinden: 1) ist der kleine, kurze Darm, der dem Kiemendarme aufsitzt, nach vorn gerichtet, 2) sind die beiden Peribranchialblasen nur auf den Bereich des Kiemendarmes ausgedehnt, 3) liegt die Egestionsöffnung weit nach vorn (Taf. 37 Fig. 2 und Taf. 38 Fig. 29). Während dieses Stadiums gleicht die Knospe den ausgewachsenen Thieren der weniger modificirten Gruppen der Synascidien wie *Clavelina*, *Distaplia*, *Amaroucium* u. s. w.

Bei den soeben genannten Synascidien ist bekanntlich auch die Peribranchialcavität eine kleine Blase, die nie weiter nach hinten als bis zu dem Ösophagus reicht; der Darm hat die Form eines einfachen Bogens, das Rectum ist nach vorn gewandt, und die Egestionsöffnung liegt weit vorn nahe dem Munde. Ich glaube desswegen, dass hier sowohl die Knospen-, als auch die Larvenentwicklung übereinstimmend zeigen, dass die Botrylliden in ihrer Ontogenese ein Stadium durchlaufen, welches den Verhältnissen der weniger modificirten Synascidien ähnlich ist, und dass desswegen die weitere Entwicklung von diesem Stadium an darthut, wie die Botrylliden phylogenetisch fortgeschritten sind.

C. Das dorsale Rohr.

Taf. 37 Fig. 9 stellt einen Sagittalschnitt einer jungen Knospenanlage vor dem Auftreten der Peribranchialblasen dar. Wie man sieht, ist die dem Mutterthiere anliegende, dorsale Wand hier ganz glatt, eben so das Ektoderm. Es dauert aber nicht lange, bis sich in der dorsalen Wand eine Ausbuchtung bildet (Taf. 38 Fig. 20). Sie ergiebt anfänglich auf Quer- und Längsschnitten dasselbe Bild, ist somit zunächst eine kleine Grube. Diese Gestalt behält sie aber nicht lange, sondern zieht sich sehr bald in ein nach vorn gewandtes, cylindrisches, blind endigendes Rohr aus. Da die Knospen auf diesen Stadien in der Regel von den Mutterthieren überdeckt werden und außerordentlich klein sind, so ist man leider nur auf Schnittserien angewiesen.

Auf Längsschnitten durch verschiedene Stadien sieht man, wie das cylindrische Rohr sehr rasch nach vorn wächst (Fig. 21 und 22).

Digitized by Google

Macht man zur Controlle eine Serie von Querschnitten, dann lassen letztere, so weit sie das blinde Ende des Rohres tangential treffen, dieses als eine solide Zellmasse erkennen (Fig. 13); die anderen Querschnitte zeigen natürlich einen mehr oder minder kreisähnlichen Ring (Fig. 13—19). Die Querschnittserie wurde durch ein Stadium gelegt, wo der Zapfen verhältnismäßig weit nach vorn gewachsen ist, ungefähr dem Längsschnitte Fig. 22 entsprechend. Die hier mit griechischen Buchstaben versehenen Stücke entsprechen der Schnittrichtung der abgebildeten Querschnitte. Durch Vergleich derselben mit dem Längsschnitt wird man dann leicht verstehen, wie der Schnittrichtung $\alpha—\beta$ die Figur 13 entspricht, wo die beiden seitlichen Cavitäten die Peribranchialblasen, die mittlere den Kiemendarm repräsentiren. Auf dem nächsten abgebildeten Schnitte (Fig. 14), entsprechend der Schnittrichtung $\gamma—\delta$, sieht man den vorderen Theil des betreffenden Rohres. Figur 15*a*, entsprechend der Pfeilrichtung $\varepsilon—\zeta$, zeigt den kreisförmigen Querschnitt des Rohres, und zwar besteht dessen Wandung, wie die vergrößert ausgeführte Zeichnung Fig. 15b erkennen lässt, aus einfachen cubischen Epithelzellen. Den Schnittrichtungen $\eta—\vartheta$, $\iota—\varkappa$, $\lambda—\mu$ entsprechen die Figuren 16, 17 und 18. Diese zeigen dann auch, dass die beiden Peribranchialblasen, die vorn von einander durch den Kiemensack getrennt sind, hier zusammenhängen, wie schon oben erwähnt wurde.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so haben wir auf diesem Stadium eine mittlere Blase, von deren dorsalem Theil nach vorn dorsal das blind endigende Dorsalrohr, seitlich die beiden Peribranchialblasen ausgehen. In dem hinteren Drittel der Knospen hängen also diese sämmtlichen Gebilde zusammen, und von hier entspringt auch nach hinten der schlingenförmige Darm.

Je jünger die Knospenanlage ist, desto größer sind natürlich die genannten Communicationsöffnungen; je älter die Knospe wird, desto mehr nähern sich die beiden sagittalen Falten, um die Peribranchialcavität abzuschnüren. Bevor aber dieses geschieht, legt, wie vorher kurz erwähnt, das blindgeschlossene Ende des Dorsaltubus sich der mittleren Blase fest an. Die Wände beider Gebilde verschmelzen, und es entsteht bald darauf eine Öffnung, welche von dem Lumen des Dorsalrohres in die mittlere Blase hineinführt.

Das dorsale Rohr communicirt jetzt also sowohl vorn wie hinten mit der mittleren Blase: vorn direct mit dem Kiemendarm, hinten mit dem Lumen der noch nicht abgeschnürten Peribranchialcavität (Fig. 23). Ursprünglich liegt die ventrale Wand des Rohres der

Digitized by Google

dorsalen Wand des Kiemendarmes dicht an (Fig. 15 *b*). Während des weiteren Wachsthums der Knospe wird aber der Abstand zwischen Kiemendarm und Rohr bedeutend größer, was ich besonders gut auf Querschnitten gesehen habe. Gleichzeitig verdicken sich die Epithelien des Rohres und werden mehrschichtig (siehe Fig. 24, die den Längsschnitt 23 etwas mehr ausgeführt repräsentirt).

Wie oben geschildert ist, schnürt sich nun nach kurzer Zeit die Peribranchialcavität in Form einer sattelförmigen Blase ab, deren dorsales Verbindungsstück in dem Längsschnitt getroffen ist. Natürlich würde jetzt das Dorsalrohr vorn in den Kiemendarm, hinten in die abgeschnürte Peribranchialcavität einmünden. Inzwischen wird aber seine hintere Öffnung kleiner und kleiner, und gerade, wenn die Peribranchialcavität sich abgeschnürt hat, ist sie ganz verschwunden. Dagegen persistirt seine vordere Öffnung immer. Der Medianschnitt Fig. 29 zeigt dies zur Genüge. Man sieht hier auch, wie die Unterseite des Rohres sich stark verdickt hat, und wie der Zwischenraum zwischen dem Rohr und dem Kiemendarm bedeutend größer geworden ist.

Die Ausbildung des Nervensystems.

Auf dem Stadium, welches in der Querschnittserie Fig. 13—19 und in Figur 22 (Taf. 38) dargestellt ist, besteht die Wand des dorsalen Rohres aus einem einschichtigen Cylinderepithel (s. speciell Fig. 15 *b*). Auf dem folgenden Stadium hat das Rohr eine große Veränderung erfahren: einmal ist es beträchtlich in die Länge gewachsen (s. den Längsschnitt Fig. 23), dann hat sich auch seine Wand bedeutend verdickt (s. den Querschnitt Fig. 25). Bald differenzirt sich nun das Rohr in der Weise, dass seine untere Wand sich verhältnismäßig beträchtlich verdickt, während die dorsale eher an Stärke abnimmt. Die Figuren 26, 27 und 29 illustriren, wie diese ventrale Verdickung sich allmählich ausbildet. In Figur 27 ist die Differenzirung weit durchgeführt, und zwar in doppelter Hinsicht: 1) hat sich der obere Theil des Rohres noch schärfer von der ventralen Verdickung abgehoben; seine Zellen ordnen sich allmählich in Form eines cubischen Epithels um das Rohr an und schnüren sich von der ventralen Verdickung ab; 2) sind in der Mitte des letzteren eine Menge dünner Fasern ausgeschieden worden, die auf Querschnitten als feine Punkte zu erkennen sind.

Dieses Stadium leitet dann deutlich zu dem nächsten über,

Digitized by Google

welches im Wesentlichen mit den Verhältnissen der erwachsenen Thiere übereinstimmt und noch kurz besprochen werden soll, ehe ich diese Darstellung abschließe.

Es wird durch den Längsschnitt Figur 30 und den Querschnitt Figur 28 erläutert. Die Abbildungen lassen erkennen, dass die beiden Theile des ursprünglich einheitlichen Dorsalrohres sich völlig getrennt haben. Ventral zeigt sich die abgeschnürte Verdickung, dorsal findet man ein kleines Rohr, dessen Wand aus einfachen, cubischen Epithelzellen besteht. Sein Lumen ist, wie ein Vergleich der Längsschnitte der Figuren 22, 23, 29 und 30 ergiebt, überall dasselbe. In der abgeschnürten, ventralen Verdickung erkennt man leicht die typische Structur des Ascidiengehirns. Die Fasermasse in der Mitte hat bedeutend zugenommen, und die äußere zwei- bis dreischichtige Zelllage zeigt schon einen ganglienartigen Charakter. Von nun ab wächst das obere Rohr nur noch unbedeutend in die Länge: es schwillt hinten schwach an und stellt die Hypophysis, »glande prénervienne« der Ascidien dar.

Wie ich in der Einleitung angedeutet habe, weichen sämmtliche Autoren in ihren Angaben über die Bildung des Nervensystems der Ascidienknospen sehr von einander ab.

Kowalewsky schildert in seinen Arbeiten über die Knospung von *Didemnum styliferum*, *Amaroucium proliferum* und *Perophora Listeri* die Anlage des Nervensystems als »ein sehr langes, am vorderen Ende ziemlich breites Rohr, dessen Lumen mit der Höhle des Kiemensackes zu communiciren scheint« (**19** pag. 465). Den Ursprung dieses dorsalen, dem Kiemensack unmittelbar aufliegenden Rohres leitet er überall von der mittleren Blase, dem Kiemensack, ab, und zwar in Form einer langen rinnenartigen Ausfaltung, die vorn noch in Verbindung mit dem späteren Kiemendarm bleibt, während sie sich sonst bereits zu einem Rohr umgebildet und vom Kiemendarm abgehoben hat. Mit dieser Darstellung stimmt die meinige in so fern nicht überein, als ich einerseits das Rohr als einen nach vorn wachsenden blinden Cylinder im engsten Zusammenhang mit der Peribranchialcavität entstehen lasse, und als ich andererseits die vordere Communication mit der mittleren Blase als sekundär entstanden betrachte. Über die weitere Entwicklung dieses Rohres und über seine Ausbildung zu dem Nervensystem der erwachsenen Knospe, sowie über die Bildung der Hypophysis liefert Kowalewsky aber leider keine Angaben. Ich mache jedoch auf folgende Worte von ihm aufmerksam, die mir anzudeuten scheinen, dass er auch

Digitized by Google

bei den von ihm untersuchten Formen etwas Ähnliches wie ich bei *Botryllus* gesehen hat. Er sagt nämlich (pag. 465): »Bemerkenswerth ist noch, dass über dem Nervenrohre sich eine Anhäufung von sehr blassen Zellen befindet, welche bei weiterer Entwicklung zu verschwinden scheinen.« Dieses Citat gilt von *Amaroucium*. Nun gehört aber *A.* den Typen an, bei welchen das Ganglion dorsal von der Hypophysis liegt, und es ist für mich desswegen in hohem Grade wahrscheinlich, dass KOWALEWSKY hier dieselbe Verdickung des Dorsalrohres, die zur Bildung des Ganglions dient und von mir oben geschildert wurde, zwar gesehen, aber in dem späteren Ganglion nicht wiedererkannt hat. Ich glaube daher aus der Übereinstimmung zwischen der Darstellung KOWALEWSKY's und meinen Resultaten schließen zu können, dass bei den Knospen sämmtlicher zusammengesetzten Ascidien aus der inneren Blase der Knospenanlage ein dorsales Rohr wird, das sich später in die Hypophysis und das bleibende Ganglion differenzirt. Ob besonderes Gewicht darauf zu legen ist, dass das Nervenrohr als ein blinder Auswuchs von demjenigen Theil der inneren Blase entsteht, der später zur Peribranchialcavität wird, und dass es ursprünglich allein in diese einmündet, wage ich nicht zu entscheiden, bevor die Knospung anderer Gruppen besser bekannt ist.

In vollem Widerspruche hierzu stehen die Darstellungen von SEELIGER (**31**, **33**) und SALENSKY (**30**). Jener lässt bei *Clavelina* Hypophysis und Ganglion getrennt aus Mesodermzellen hervorgehen, bei *Pyrosoma* hingegen beides aus einer gemeinsamen, mesodermalen, rohrförmigen Anlage. Da er nun bei *Clavelina* die erste Anlage beider Gebilde übersah, so basirt seine Auffassung hauptsächlich auf theoretischen Schlüssen. Er findet einerseits, dass die Zellen des jüngsten Stadiums, welches er untersucht hat, »mehr den Typus des Muttergewebes aufweisen«. »So tritt uns,« sagt er (**31** pag. 41, »denn hier die Ähnlichkeit der einzelnen Elemente der Nervenstrangsanlage mit den Mesodermzellen, welche in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft in der Leibeshöhle sich vorfinden, sofort vor Augen und spricht deutlich für die Wahrscheinlichkeit der Abstammung des Nervengewebes aus den Mesodermzellen der Knospe.« Andererseits weist er auf das Factum hin, dass das Ganglion der Larve, während diese sich zum fertigen Thier umbildet, aufgelöst wird, und dass dann die früheren Ganglienzellen in den Blutstrom hineingelangen. Er folgert daraus, dass jedenfalls einige der Mesodermzellen der Knospe als »directe Abkömmlinge eines früheren gangliösen Organs

Digitized by Google

vorhanden sind«, und sagt: »was ist natürlicher, als dass sie wiederum eine der früheren Function ähnliche auszuüben streben?« Hieraus wieder folgert er eine Übereinstimmung zwischen der Entwicklung von Larve und Knospe. Auch für die Hypophysis nimmt er die Herkunft vom Mesoderm an. In einer anderen Arbeit (**33**, die zwar nicht von den zusammengesetzten Ascidien, sondern von dem ihnen nahestehenden *Pyrosoma* handelt, glaubt er in ähnlicher Weise einen mesodermalen Ursprung der beiden Gebilde gefunden zu haben. Seine Abbildungen Taf. 8 Fig. 104, 110, 111 und 112 entsprechen in jeder Beziehung der Taf. 3 Fig. 9 in seiner Arbeit über *Clavelina*. Dort wie hier sehen wir ein von epithelartigen Zellen begrenztes, ventrales Rohr, welchem eine compacte Masse indifferenter Zellen aufliegt. Wie man sieht, stimmen diese späteren Stadien SEELIGER's in allem Wesentlichen mit meiner Darstellung überein. Auch der genannte Verfasser bildet ein Rohr mit der zum Ganglion werdenden Verdickung ab. Allein über die Genese dieses Rohres herrscht die größte Differenz der Auffassungen zwischen ihm und mir.

SALENSKY schildert (**30**) ebenfalls für *Pyrosoma* die erste Anlage des Nervensystems als eine feine leistenförmige Verdickung auf der dorsalen Wand der äußeren Blase, des Ektoderms. In einer Querschnittserie (Taf. 4 Fig. 38, 38 A, B, C, D, also auf 5 Schnitten) findet man eine ein-, höchstens zweischichtige Zelllage. Diese Verdickung ist an mehreren Stellen von freien Mesodermzellen umgeben. Von diesem Stadium werden wir nur durch ganz wenige Zwischenstufen zu dem Stadium Figur 42 geführt, wo das genannte Gebilde ganz außerordentlich angewachsen ist.

Von meinen Resultaten, die ja bei den Botrylliden, einer Gruppe der zusammengesetzten Ascidien, gewonnen sind, auf die Verhältnisse bei *Pyrosoma*, worüber die zuletzt erwähnten Arbeiten von SEELIGER und SALENSKY handeln, Schlüsse zu ziehen scheint mir etwas gewagt, obgleich man ja a priori glauben sollte, dass selbst die Knospung bei zwei so nahe verwandten Formen nicht so sehr verschieden verlaufen könne. Ich verweise daher nur auf die strittigen Angaben der beiden Verfasser und theile zugleich mit, dass ich während des Studiums von *Botryllus* durch Haufen zusammenliegender mesodermaler Zellen mehrmals getäuscht worden bin.

Was dagegen SEELIGER's Arbeit über *Clavelina* betrifft, so basirt, wie hervorgehoben, für diese Species seine Auffassung hauptsächlich auf theoretischen Gesichtspunkten. Solche ermöglichen es aber

Digitized by Google

meiner Meinung nach eben so gut zu entgegengesetzten Resultaten zu kommen, und die Wahrscheinlichkeit dafür, dass ein Ganglion und ein epitheliales Rohr sich aus zusammengehäuften Mesodermzellen bilden sollte, scheint mir eben so gering zu sein, wie für die Auffassung HERDMAN's (s. oben pag. 588), dass die innere Blase der Knospenanlage einen solchen Ursprung habe. Was den anderen theoretischen Hauptgrund SEELIGER's angeht, dass dadurch eine Übereinstimmung mit der Larvenentwicklung gegeben sei, so lässt sich ja, wie Verfasser auch selbst andeutet, schwerlich annehmen, dass die aus dem Ganglion der Larve hervorgehenden, im Blute cirkulirenden Zellen in der complicirten Knospe den Platz des späteren Ganglions auffinden werden.

Auf die in den Arbeiten von DELLA VALLE und VAN BENEDEN & JULIN sich vorfindenden Andeutungen über die Entstehung des Nervensystems der Knospen will ich mich nicht näher einlassen, da eine Behandlung derselben wesentlich mit dem oben Gesagten zusammenfallen würde. Unten will ich kurz auf die Vergleichung der Knospung und Larvenentwicklung zurückkommen, nachdem ich einige Befunde aus der Larvenentwicklung von *Distaplia magnilarva* geschildert habe (s. unten pag. 607 ff.): hier möchte ich aber noch auf ein Verhältnis hinweisen, das mir von besonders großem Interesse zu sein scheint, nämlich dass bei den Bryozoenknospen sich das Nervensystem in derselben Weise entwickelt, wie ich es bei *Botryllus* geschildert habe. Nach BRAEM (3) nämlich geht es aus der inneren ektodermalen Blase der Knospenanlage hervor.

Zur Entwicklung des Herzens und des Pericardiums.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung des Herzens und des Pericardiums sind in mehreren Beziehungen unvollständig, denn die außerordentliche Kleinheit der Knospen von *Botryllus* machte mir die Untersuchung besonders schwierig. Einige Thatsachen werde ich jedoch mittheilen können. Das erste Entwicklungsstadium beider Organe, welches ich beobachtet habe, stellt einen kleinen Zellhaufen dar, welcher der ventralen rechten Seite des hinteren Drittels der Knospe anliegt. Es findet keine blasenförmige Ausbuchtung des Darmes statt (cf. SEELIGER **31**). Zwar tritt sehr früh in dem genannten Zellhaufen ein Lumen auf, dieses ist aber, wie mit Bestimmtheit angenommen werden darf, secundär entstanden.

Über den Ursprung des Zellhaufens vermag ich nichts Sicheres

Digitized by Google

zu sagen. Er kann aus Mesodermzellen oder aus Zellen, die wie bei der Larve von *Clavelina* (cf. VAN BENEDEN & JULIN 2) aus dem Entoderm stammen, sich bilden. Letzterer Fall würde bei *Botryllus* in der Weise zu verstehen sein, dass Zellen aus der mittleren Blase austreten. Jedenfalls wage ich nicht, mich für die eine oder andere Möglichkeit zu entscheiden, glaube aber, dass die schwebende Frage durch das Studium günstigerer Synascidien, als sie mir zur Verfügung standen, beantwortet werden kann.

Von Wichtigkeit sind, wie ich glaube, zwei Punkte, nämlich 1) die unpaare rechte Anlage (im Gegensatz zu der paaren Anlage bei *Clavelina* nach VAN BENEDEN & JULIN), 2) die Anlage als ein compacter Zellhaufen.

Das Lumen, welches, wie bereits erwähnt, sich sehr bald in dem Haufen bildet, wächst rasch an, und man findet kurz nachher eine [etwas längliche Blase, welche der Übergangsstelle zwischen Kiemendarm und Darm anliegt (Taf. 37 Fig. 3, Taf. 38 Fig. 33). Dann beginnt längs der dorsalen Seite dieser Blase, also in ihrer dem Darm zugekehrten Wand, sich eine rinnenförmige Einbuchtung zu bilden, welche die Herzanlage darstellt. Sie bleibt sowohl dorsal, als auch vorn und hinten immer offen (Taf. 37 Fig. 4, Taf. 38 Fig. 31) und besteht, wie überall bei den Ascidien, aus einer einschichtigen Zelllage. Ich habe dies bei zahlreichen Thieren constatiren können. Da aber VAN BENEDEN & JULIN (2) diesen Punkt erschöpfend behandelt haben, so will ich nicht weiter darauf eingehen.

Wie man sieht, sind die Verhältnisse bei den Botrylliden außerordentlich viel einfacher als bei *Clavelina*. Hier steht die Entwicklung eines anderen Organs, des Epicardiums, in Verbindung mit der Herzentwicklung. Von ihm nehmen bekanntlich bei *Clavelina* die innere Scheidewand der Stolonen und damit auch die inneren Blasen der Knospenanlagen ihren Ursprung. Dieser Einrichtungen entbehren die Botrylliden vollständig, und desswegen kann die Herzentwicklung bei ihnen auch so viel einfacher verlaufen.

Was die Circulation betrifft, so habe ich bei lebenden Thieren beobachtet, wie das Blut ganz frei in der »Leibeshöhle« circulirt, wie es von da unmittelbar in die ektodermalen Stolonen hineinströmt und wie es die jungen Knospen in einem großen Bogen umspült. Bei jungen Knospen, deren Herz sich noch nicht contrahirt, verläuft der Blutstrom immer in derselben Richtung wie bei den Mutterthieren, und es lässt sich leicht beobachten, wie die

Digitized by Google

Ruhezeiten und Strömungszeiten des Blutes überall in den Mutterthieren, den Knospen und Stolonen gleich sind. KOWALEWSKY hat auf die interessanten Beziehungen zwischen Mutterthieren und Knospen hingewiesen, die eintreten, wenn auch die Herzen der Knospen zu functioniren anfangen. Ich habe versucht, diese Erscheinung zu studiren; meine Beobachtungen blieben aber höchst unvollständig, weil die Thiere in diesem Stadium immer sehr reichliche Pigmentanhäufungen erhielten, so dass die Contraction des Herzens der Mutterthiere sich nicht deutlich erkennen ließ. Jedoch bin ich sehr geneigt zu glauben, dass die Herzen der Mutterthiere und der Knospen sich synchron contrahiren.

Die Geschlechtsorgane.

Die Entstehung und Ausbildung der Geschlechtsorgane ist von sehr vielen Autoren eingehend untersucht worden, und daher sind diese Organe wohl die am besten bekannten in der Entwicklungsgeschichte der zusammengesetzten Ascidien.

Besonders sind die ausführlichen Untersuchungen von VAN BENEDEN & JULIN zu erwähnen, welche speciell *Clavelina* und *Perophora* behandeln. Gleichwohl bestehen noch mehrere Punkte, über welche die Autoren in ihren Ansichten abweichen, wie z. B. die Frage nach der Entstehung der Testazellen.

Was die Botrylliden betrifft, so haben wir für sie eine ausführliche Darstellung von DELLA VALLE (7), die ich vollkommen bestätigen kann, so weit es sich um die von mir allein genauer studirte Anlage der Geschlechtsorgane handelt. Über die feinere Ausbildung der Geschlechtsproducte hingegen habe ich nähere Studien nicht angestellt.

GANIN hat zuerst gezeigt, dass die erste, aus der Larve stammende Generation keine Geschlechtsorgane entwickelt. Bei den Botrylliden finde ich nun, dass nicht nur die erste, sondern auch mehrere der folgenden Generationen, ohne Geschlechtsorgane auszubilden, absterben können. Dass dies regelmäßig der Fall ist, will ich nicht behaupten, aber ich habe die Anlage dieser Organe immer erst von der 4. Generation an beobachtet. Was nun bei den Botryllidencolonien sofort ins Auge fällt, ist, dass der Grad der Ausbildung der Generationsorgane in keinem Verhältnisse zur Entwicklung der Knospe selbst steht. Man sieht oft verhältnismäßig sehr alte Knospen mit noch ganz schwach gediehenen Generationsorganen,

Digitized by Google

und eben so oft ganz junge Knospen mit großen, weit entwickelten Eifollikeln. Da die Geschlechtsorgane zu ihrer Reifung mehr als eine Generation verlangen und von einem Thiere in seine Knospe hineinwachsen und sich da weiter bilden, so könnte man fast sagen, dass sie sich unabhängig von den sie einschließenden Thieren entwickeln.

Della Valle hat auf dieses Verhältnis aufmerksam gemacht, und ich habe es mehrmals wieder gefunden. Ich verweise auf meine Figur 10 (Taf. 37), wo man auf einem etwas schräggeführten Querschnitt eine ganz junge Knospenanlage findet, die noch nicht vom Mutterthiere abgeschnürt ist. Man sieht hier die Eier, oder besser gesagt die Eifollikel (denn die Eier sind von feinen Follikelzellen bekleidet), sich der »inneren Blase« der jungen Knospenanlage anlegen. Die Figur 11 zeigt einen Querschnitt von einer wenig älteren Knospe, die zusammen mit ihren Geschlechtsorganen vom Mutterthiere abgeschnürt ist, und lässt auch erkennen, wie diese Organe die Form der sonst ovalen inneren Blase modificirt haben. Auf Grund meiner Präparate kann ich auch folgende Beobachtung von Della Valle bestätigen. Er sagt nämlich (7 pag. 65): »Cependant j'ai observé dans certains cas, que tous les individus d'une colonie étaient sans oeufs«. Dies habe ich auch mehrmals beobachtet und zwar nicht nur bei sehr alten, sondern auch bei jüngeren Colonien.

Wir dürfen aus dieser Darstellung schließen, dass eine Botryllidencolonie während ihrer Lebensdauer mehrere Male Generationsorgane ausbildet, dass es bei derselben Colonie Perioden giebt, wo die Geschlechtsorgane wohl ausgebildet sind, andere, wo sie erst angelegt werden, und eben so Zeiten, wo sich nicht die geringste Spur von ihnen vorfindet.

Wie bei den meisten, wenn nicht sämmtlichen, zusammengesetzten Ascidien entwickeln sich die weiblichen Geschlechtsorgane vor den männlichen. Die erste Anlage jener ist eine außerordentlich große Mesodermzelle, die bald von sehr feinen platten Zellen bekleidet wird (Taf. 37 Fig. 10, 11). Della Valle hat dieses Stadium abgebildet (7 Taf. 3 Fig. 31), und dieselbe Darstellung findet sich bei allen Verfassern, die die zusammengesetzten Ascidien darauf untersucht haben, so bei Davidoff (5 Taf. 5 Fig. 1—6). Nun wird die Eizelle rasch größer; gleichzeitig vermehren sich die Follikelzellen und umgeben das Ei als eine einschichtige Lage cubischer Zellen. Aus ihnen geht später der Oviduct hervor, der mit der Peribranchialblase in Verbindung tritt.

Digitized by Google

Die Beobachtung Della Valle's, dass die Eier in diesem Oviduct befruchtet werden und in der Leibeshöhle — zwischen Ektoderm und parietalem Blatte der Peribranchialblase — ihre Furchung abmachen, kann ich nicht bestätigen, obwohl ich vieles Material darauf hin untersucht habe. Dagegen fand ich ganz junge Stadien in der Kloakenhöhle. Auch habe ich nie gesehen, dass mehrere Oviducte sich zu einer »verzweigten Drüse« vereinigt hätten, wie Della Valle beschreibt. Bei geschlechtsreifen Thieren zeigte sich mir immer, dass die symmetrischen weiblichen Geschlechtsorgane aus ganz wenigen Eifollikeln bestehen, höchstens 3 auf jeder Seite. In jedem Follikel lag nur ein Ei, und jeder stand direct mit der Peribranchialblase durch den Oviduct in Verbindung.

Die männlichen Organe legen sich als ein Haufen von Mesodermzellen an. Er bekommt bald ein Lumen und zerfällt früh in mehrere (gewöhnlich 5) Lappen. Man findet also auf jeder Seite des Thieres eine fingerförmige Drüse, die durch ihren Ausführungsgang in Verbindung mit der Peribranchialblase steht.

Wie überall bei den Ascidien, so sind auch hier die Samenelemente so klein, dass sie ganz außerordentlich ungünstige Objecte für ein näheres Studium ihrer Ausbildung sind.

Bevor ich diese kurze Darstellung von der Bildung der Geschlechtsorgane abschließe, möchte ich hinzufügen, dass ich über die Entstehung der Testazellen keine directe Beobachtungen anzustellen im Stande war. Zwar habe ich oft gleich Kupffer, Fol und Davidoff mehrere Kerne in den Eiern beobachtet, mich aber nie mit absoluter Sicherheit davon überzeugt, dass diese Bilder, wie Kowalewsky (**11**) und van Beneden & Julin (**2**) behaupten, nicht der Ausdruck tangentialer Schnitte seien, welche die Zellen an der Oberfläche der Eier getroffen hatten. Eben so wenig habe ich die von Davidoff behauptete Abschnürung von Kernen von dem Keimbläschen gesehen, sondern die in dem Ei befindlichen kleineren Kerne immer peripher, in der Nähe der Follikelzellen vorgefunden.

Einiges über die Larvenentwicklung von Distaplia magnilarva D. V.

Die Resultate, die ich an *Botryllus* über die Entstehung des Nervensystems und der Hypophysis gewonnen hatte, führten mich zu dem Versuch, einen Vergleich der Bildung des Nervensystems in der Larve und Knospe anzustellen.

Digitized by Google

Die ausführliche Arbeit von VAN BENEDEN & JULIN, in welcher die Bildung des Larvengehirns bei den einfachen und den zusammengesetzten Ascidien behandelt wird, enthält Ergebnisse, die von meiner Darstellung der Entwicklung des Gehirns bei den Botryllusknospen vollkommen verschieden sind. Nach Jenen bildet sich nämlich die ganze Hypophysis und die Flimmergrube als eine entodermale Einstülpung, während das bleibende Ganglion als eine Verdickung der einen Wand des Larvengehirns entsteht. Beide Gebilde werden also nicht gemeinsam angelegt, wie es in den Knospen der Fall ist. Dagegen hat KOWALEWSKY bekanntlich schon in einer früheren Arbeit (**17**) die Flimmergrube aus dem Nervensystem entstehen lassen, und mehrere spätere Autoren wollen auch eine Verbindung zwischen Flimmergrube und Nervenhöhle gesehen haben. Alle diese Angaben werden bei VAN BENEDEN & JULIN aufs bestimmteste bestritten. Da mir aber die Abbildungen der letztgenannten Verfasser ihre eigene Darstellung nicht recht zu beweisen schienen, so habe ich versucht, mir über die schwierige Frage der Entstehung der Hypophysis und des bleibenden Ganglions in der Larve durch das Studium von *Distaplia magnilarva* Klarheit zu verschaffen. Es sei indessen hier gleich bemerkt, dass ich eine ausführliche Beschreibung der Entwicklung des Larvengehirns nicht liefern will, sondern hier nur auf das Rücksicht nehme, was für die Bildung jener beiden Organe von Bedeutung ist.

Von den untersuchten Stadien wähle ich 3 zur näheren Beschreibung.

Vom Stadium I liegt in Figur 36 (Taf. 39) ein Frontalschnitt vor. Er zeigt das Gehirn als eine von vorn nach hinten gerichtete längliche Blase, deren rechte Wand eine deutliche Ausbuchtung hat. Während die linke Wand aus einer einzigen Schicht indifferenter Elemente besteht, sind dieselben in der Ausbuchtung der rechten Seite bedeutend größer geworden und mehr differenzirt; in einer von ihnen ist reichliches Pigment abgelagert worden; die übrigen Zellen haben große Kerne und durchsichtiges Protoplasma. Die Figur stimmt in diesen Verhältnissen mit der Abbildung 31 bei KOWALEWSKY (**17**) vollständig überein.

Dasselbe oder ein ganz wenig älteres Stadium finden wir in meinen beiden Figuren 34 und 35, die zwei auf einander folgende Querschnitte wiedergeben. Diese entsprechen den Pfeilrichtungen α—β und γ—δ der Figur 36 und werden leicht verständlich sein. Figur 34 zeigt uns zwei Lumina, wovon das eine (*Hp*) dem Vordertheil, das

Digitized by Google

andere (*Ghc*) der rechten Ausbuchtung der Gehirnblase entspricht. Der Schnitt Figur 35 kann, da er etwas weiter nach hinten in der Höhe der Pfeilrichtung γ—δ geführt ist, natürlich nur ein einziges Lumen aufweisen.

Was nun den Bau der Wände der Hirnhöhle betrifft, so erkennt man an beiden Abbildungen einen großen Unterschied zwischen der rechten und linken Seite. Dort besteht die Wand aus hohen, epithelartig angeordneten Zellen, die linke Wand dagegen aus einem mehrschichtigen Lager kleiner Elemente.

Auf Figur 36 sieht man ferner noch, wie die Gehirnblase vorn mit dem Darm zusammengewachsen ist: jedoch existirt eine Communication bis jetzt noch nicht.

Stadium II. Die beiden Querschnitte der Figuren 37 und 38 treffen dieselben Regionen dieses späteren Stadiums. Sie zeigen deutlich, wie auch hier die Gehirnhöhle sich nach vorn in ein Rohr fortsetzt, und wie die Höhlen *Hp* und *Ghc* der Figur 37 zusammen dem Hohlraum *Ghc* der Figur 38 entsprechen; sie unterscheiden sich aber von den Abbildungen 34 und 35 in folgenden wesentlichen Punkten: 1) ist die Differenzirung der Epithelzellen der rechten und oberen Wand weiter vorgeschritten[1]; 2), und das ist wichtig für dieses Stadium, haben die Zellen der linken Wand, die im Übrigen noch ganz denselben embryonalen Charakter besitzen, wie auf dem Stadium I, und schon dort mehrschichtig waren (Fig. 34, 35), sich durch weitere Theilung stark vermehrt und an einer Stelle zu einer scharf abgesetzten Verdickung angeordnet, die auf Quer- und Frontalschnitten deutlich sichtbar ist.

An Stadien zwischen II und III habe ich nun constatirt: 1) wie diese seitliche Verdickung (Fig. 38 *Gl*) größer wird, sich mehr und mehr von der linken Wand abhebt, und wie die die Gehirnhöhle begrenzenden Zellen der linken Wand den Charakter cubischer Epithelzellen annehmen; 2) wie das vordere Rohr (*Hp*, Fig. 36) sich in die Länge zieht und die Darmwand durchbricht (Längsschnitt Fig. 41), so dass jetzt eine Communication zwischen Darm und Gehirn besteht.

Stadium III. Einen Aufschluss über alle diese Differenzirungsvorgänge liefert uns Stadium III (Fig. 33, 39 und 40). Die beiden

1) Wie erwähnt, verfolgt vorliegende Arbeit nicht den Zweck, die Ausbildung dieser Verhältnisse näher zu schildern. Ich verweise hierüber auf die Schriften von KOWALEWSKY und VAN BENEDEN & JULIN.

Digitized by Google

letzteren Abbildungen entsprechen 2 auf einander folgenden Querschnitten durch dieselbe Region des Gehirns wie die Querschnitte der früheren Stadien. Vergleichen wir nun die Figuren 39 und 40 mit 37 und 38, so erkennen wir in dem von der linken Wand der Gehirnblase völlig abgehobenen Körper *Gl* (Fig. 40) die Verdickung *Gl* (Fig. 38); sie ist das bleibende Ganglion. Die linke Wand der Gehirnblase (Fig. 40) besteht aus einer einzelligen Epithelleiste, die dem Körper *Gl* fest anliegt. Die anderen Wände sind mehr differenzirt, beziehungsweise dünner als auf den früheren Stadien.

Wie dort, so mündet auch hier das viel kleiner gewordene Rohr (*Hp*, Fig. 39) in die Gehirnhöhle ein (Fig. 40).

Betrachtet man nun im Vergleich mit den beiden Querschnitten die Figur 33, die nach einem Totalpräparat gezeichnet und durch Frontalschnittserien controllirt worden ist, so erscheint das Gehirn als eine große Blase, welche nach vorn in ein Rohr übergeht. Ihre obere Wand zeigt mannigfache Differenzirung, wie die großen Pigmentkörper und blassen Zellen, die anderen Wände sind dünn geworden. Die linke Wand besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen direct in die Wand eines engen, etwas weiter vorn in den Darm einmündenden Rohres übergehen, welches auf der anderen Seite mit dem Lumen der Gehirnblase communicirt. Wir erkennen in diesem Rohr die Flimmergrube (*Fl*) mit ihrer engeren Fortsetzung, der Hypophysis. An der linken Seite der Gehirnblase sehen wir einen großen ovalen Körper (*Gl*) vom Bau des Gehirns der ausgewachsenen Ascidien. In diesem Gehirn erkennen wir die oben geschilderte Verdickung des Stadiums II (Fig. 38 *Gl*), die sich völlig von der linken Wand der Gehirnblase abgehoben hat.

Dieses Stadium leitet leicht zu den ausgewachsenen Thieren über: es verschwindet mehr und mehr die blasenförmige Ausbuchtung der Gehirnhöhle (cf. VAN BENEDEN & JULIN 1), und es verlängert sich die Hypophysis als ein weit nach hinten gestrecktes Rohr.

Ich glaube aus dem geschilderten Stadium III schließen zu können, wie die beiden eben erwähnten Processe Hand in Hand gehen, indem die epitheliale Wand (*Epl*, Fig. 33 und 40) sich vorn und hinten zu einem Rohr, der hinteren Fortsetzung der Hypophysis (Fig. 33), umbiegt und damit zugleich die übrigens jetzt zerfallende larvale Gehirnblase abschnürt.

Kurz zusammengefasst sind die Ergebnisse meiner Untersuchungen folgende:

Digitized by Google

1) Das larvale und das persistirende Nervensystem von *Distaplia* gehen aus derselben Anlage wie die Hypophysis hervor. Diese Anlage ist die ursprüngliche, durch Einbuchtung des Ektoderms gebildete Gehirn-, resp. Nervenblase.

2) Die larvale Gehirnblase steht während des späteren Larvenlebens durch den Anfangstheil der späteren Hypophysis mit der Darmhöhle in Verbindung.

3) Der vordere Theil der Hypophysis geht direct aus dem Vorderabschnitt der in die Länge gezogenen Gehirnblase, der hintere aus der epithelialen linken Wand derselben hervor.

4) Das Lumen der Hypophysis ist der einzige bei den ausgewachsenen Thieren persistirende Rest der larvalen Gehirnhöhle.

5) Das persistirende Gehirn der ausgewachsenen Thiere bildet sich als eine Verdickung der linken Wand der Gehirnhöhle, aus welcher die Hypophysis hervorgeht.

Diese meine Resultate sind eine Bestätigung folgender Angaben KOWALEWSKY's (**17** pag. 118): »Die Mündung der Gehirnblase ... wird zu der bekannten Flimmergrube [Hypophysis], von welcher aus die flimmernde Bauchrinne beginnt.« Nun haben, wie erwähnt, VAN BENEDEN & JULIN diese Auffassung bestritten. Sie sagen (**1** pag. 339): »KOWALEWSKY a cru pouvoir conclure de ses observations que la vésicule cérébrale débouche à un moment donné dans la cavité buccale; cette communication s'établirait par l'intermédiaire de l'organe que nous avons désigné sous le nom de coecum hypophysaire. Cette opinion ... nous ne pouvons la partager. Il est facile de comprendre que cette opinion ait pu être émise si l'on considère, d'une part, que, dans la région où règne le coecum hypophysaire, la paroi de la vésicule cérébrale qui lui est adjacente n'est formée que par un épithélium plat et, d'autre part, que le fond de ce coecum est accolé au fond du cul-de-sac épithélial qui forme dans sa moitié gauche la voûte de la vésicule cérébrale. Pour s'assurer qu'il n'existe pas ... une communication entre la cavité branchiale et la cavité cérébrale, il est indispensable des pratiquer des séries de coupes très fines à travers les larves à tout état de développement et jusqu'ici personne, à notre connaissance, n'a étudié le développement des Ascidies autrement qu'en examinant les larves transparentes.«

Während so die Darstellung VAN BENEDEN & JULIN's von meiner Auffassung abweicht, finde ich in ihren Abbildungen Nichts, was nicht mit den meinigen übereinstimmte und was gegen meine Auffassung spräche. Ihre Taf. 17 Fig. 2 entspricht in jeder Beziehung

Digitized by Google

meiner Figur 39. Hier wie dort liegt die Hypophysis der Gehirnblase an und ist durch ein Plattenepithelium von ihr getrennt. Aber man kann aus jener Figur 2 Nichts schließen, weil die folgenden Schnitte nicht abgebildet sind. Taf. 17 Fig. 3 giebt einen Querschnitt weiter hinten wieder und entspricht vollkommen meinen Querschnitten aus derselben Region der Gehirnblase. In beiden Präparaten haben wir an der einen Wand eine epitheliale Stelle, wie ich sie beschrieben habe; aber die Frage, die hier allein entscheidet, nämlich ob diese Epithelien sich in die Hypophysis fortsetzen, was ja die Verfasser (s. das Citat) bestreiten, kann nicht aus ihren Figuren beantwortet werden, da die dazwischen liegenden Schnitte weder abgebildet noch beschrieben sind. So lange ich also diese Schnitte nicht kenne, glaube ich die erwähnten Abbildungen eben so gut als eine Bestätigung meiner Auffassung betrachten zu können.

Übrigens weise ich auf meine Frontal- und Sagittal-Schnitte (Fig. 41 und 42) sowie auf Figur 33 hin, die mir die Frage für *Distaplia magnilarva* jedenfalls zu entscheiden scheinen.

Beweisend für meine Auffassung ist die Arbeit von MAURICE (25). Dieser hat bei *Amaroucium torquatum* ebenfalls eine directe Verbindung zwischen Flimmergrube und Gehirnhöhle gefunden und, was noch wichtiger ist, in der Wand der letzteren als directe Fortsetzung der Flimmergrube eine Epithelrinne. Er zieht aber nicht den Schluss, dass diese rinnenförmige Ausbuchtung die Fortsetzung der Hypophysis bildet, wie er auch keine Abbildungen davon liefert.

Was übrigens die Entwicklung des larvalen und persistirenden Gehirns betrifft, so verweise ich auf die sehr correcte Darstellung von VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 353): »Les parties qui persistent sont celles qui chez la larve arrivée à son complet développement ont conservé leur caractère embryonnaire et sont formées par un simple épithélium; ce sont: le cul-de-sac cérébral et le canal viscéral. Les parties différenciées chez la larve . . . disparaissent.«

»Le cerveau de l'adulte procède du cul-de-sac cérébral; le cordon ganglionnaire viscéral résulte de la transformation de la paroi épithéliale du canal central de la région viscérale.«

Wenn wir also nach meiner Darstellung annehmen, dass bei Weitem der größte Theil der Hypophysis aus der einen Wand der Gehirnblase hervorgeht, und dass das bleibende Nervensystem als eine Verdickung dieser selben Wand entsteht, dann scheint mir dies viele Vergleichspunkte mit den Verhältnissen bei den Knospen aufzuweisen, wo wir, wie geschildert, das Ganglion als eine Ver-

Digitized by Google

dickung der Hypophysis entstehen sahen. Übrigens mache ich hier darauf aufmerksam, dass das bleibende Ganglion sich als eine reine Epithelverdickung eines ursprünglich ektodermalen Gebildes anlegt und sich von der Matrix durch Abspaltung ablöst, wie das Nervensystem eines Wurmes sich vom Ektodermepithel abspaltet. Daraus erklärt sich die Erscheinung, dass das Nervensystem der ausgebildeten Ascidien die Structur der Ganglien eines wirbellosen Thieres hat, obwohl das larvale Nervensystem sich wie das Centralnervensystem der Wirbelthiere durch Einstülpung anlegt.

Zum Vergleich zwischen Knospen- und Larvenentwicklung.

In der Abhandlung von VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 358) finden wir über die Knospenentwicklung der Ascidien Folgendes.

»Il existe entre les résultats fournis par l'étude du développement de la larve et ceux que KOWALEWSKY a fait connaître à la suite de ses recherches sur la genèse des bourgeons une opposition manifeste. A moins d'admettre que la cavité péribranchiale du bourgeon n'est pas homologue de celle de l'individu né par voie sexuelle, ou bien qu'une cavité d'origine externe et délimitée par l'épiblaste puisse être homologue d'une cavité d'origine interne et délimitée par l'hypoblaste, les résultats de KOWALEWSKY sont contradictoires. . . . . Si les observations de KOWALEWSKY étaient exactes, les bases même de la théorie des feuillets en seraient fortement ébranlées.«

Mehrere Versuche sind gemacht worden, um die großen Differenzen zwischen Knospen- und Larvenentwicklung auszugleichen. Zu diesen Versuchen zähle ich 1) die Darstellung SEELIGER's, die das Nervensystem der Knospen aus dem sich auflösenden Nervensystem der Larven herleitet, 2) die von SALENSKY, der zufolge sich bei *Pyrosoma* das Nervensystem der Knospen aus der äußeren Blase, dem Ektoderm, bildet. Beide Verfasser gestehen aber die großen Unterschiede zwischen Knospen- und Larvenentwicklung zu, welche in Bezug auf die Peribranchialblase übrig bleiben.

Die vorliegende Arbeit lässt die Unterschiede, sowohl was die Peribranchialcavität als auch das Nervensystem angeht, noch größer erscheinen (s. oben pag. 593 ff. und 596). Ferner habe ich in Übereinstimmung mit den erwähnten Untersuchungen von WILLEY darauf aufmerksam gemacht, dass selbst die Knospenanlagen der verschiedenen Synascidien keine Übereinstimmung mit Rücksicht auf die Keimblättertheorie aufweisen.

Bei sämmtlichen Gruppen wird eine zweiblättrige Blase gebildet und überall, nach KOWALEWSKY und vorliegender Arbeit, bildet die innere der beiden Blasen dieselben Organe, und zwar den Darm, die Peribranchialblase und das Nervensystem. Aber, wie vorher gezeigt, kommt diese innere Blase bei *Perophora*, *Didemnum*, *Clavelina* etc. von dem Entoderm, bei *Botryllus* aber von der ektodermalen larvalen Peribranchialcavität. Allein das Factum, dass dieselbe innere Blase, die nur aus einem Keimblatt der Larve herstammt, so verschiedene Organe, wie den Darm und das Nervensystem, bilden kann, scheint genügend zu zeigen, dass ihr Keimblatt nicht als Keimblatt im gewöhnlichen Sinne aufzufassen ist. Die Zellschicht hat vielmehr einen noch indifferenten Charakter, wie er den Zellen der Blastula bei der Embryonalentwicklung zukommt, und dieses indifferente Zellmaterial[1] muss von Generation auf Generation übergehen. In Übereinstimmung hiermit theile ich die schon vorher erwähnte Beobachtung mit, dass ich bei erwachsenen Thieren nie eine junge Knospenanlage gesehen habe. Mit Bezug hierauf verweise ich noch auf die interessante Arbeit von H. DRIESCH (Entwicklungsmechanische Studien etc. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. 1891 pag. 160) und auf ein Citat darin nach HALLEZ: »Il n'est pas des lors permis de croire que chaque . . . sphère de segmentation doit occuper et jouer un rôle, qui lui sont assignés à l'avance.«

Ob aber dies eine generelle Regel ist oder für einzelne Thierformen allein gilt, wage ich nicht zu entscheiden.

Nachschrift. Nachdem ich bereits die Correctur der vorliegenden Arbeit beendet hatte, erschien die Arbeit von ASAJIRO OKA (Über die Knospung der Botrylliden, in: Zeit. Wiss. Z. 54. Bd. 3. Heft). Meine Resultate stimmen in vielen Punkten mit denen OKA's überein, so in Allem, was die Anlage der Knospen, die Entwicklung des Herzens, des Darmes etc. betrifft. In Bezug auf das Nervensystem und die Peribranchialcavität stehen wir aber im größten Widerspruche zu einander.

Was die Peribranchialblase betrifft, so habe ich oben speciell hervorgehoben, dass diese als eine sattelförmige Doppelblase entsteht, und dass desswegen die »innere Blase« der jungen Knospen-

1) Vgl. die ähnlichen Auffassungen der Bryozoenforscher, nämlich von BRAEM (3 und: Die Keimblätter der Bryozoenknospe. in: Z. Anzeiger Nr. 387 1892) und von DAVENPORT (4 und: The Germ-layers in the Bryozoan buds. in: Z. Anzeiger Nr. 396 1892).

Digitized by Google

anlage nie in 3 Blasen zerfällt. OKA lässt noch weit in der Entwicklung »zwei Fenster« zwischen dem Darmabschnitt und den »beiden seitlichen Blasen« bestehen, behauptet aber später eine Trennung in 3 Blasen und eine nachfolgende Verlöthung der beiden seitlichen. Da er aber diesen Vorgang nicht durch Abbildungen erläutert hat, so beschränke ich mich darauf, auf meine pag. 593 ff. und meine Abbildungen Fig. 13—19, 22, 23, 28 und 29 hinzuweisen.

Das Nervensystem besteht nach OKA aus 2 Gebilden, dem Ganglion und der Hypophysis, die aber beide getrennt von einander entstehen. OKA weicht also hierin sowohl von KOWALEWSKY, SEELIGER und SALENSKY als auch von mir ab. Die Hypophysis lässt er als ein Rohr entstehen; aber wie, ist mir unverständlich geblieben. Sein erstes Stadium, auf seiner Fig. 13 abgebildet, entpricht einem Zwischenstadium zwischen denen meiner Fig. 23 und 29. Man sieht hier (OKA, Fig. 13) das Rohr vorn in den Darm, hinten in die Peribranchialcavität (in das dorsale Verbindungsstück derselben) einmünden. Da aber nach OKA dieses dorsale Verbindungsstück durch Verlöthung zweier seitlichen Blasen entstanden ist, so muss entweder das Rohr vom Darm aus gewachsen und später mit der Peribranchialcavität in Verbindung getreten sein, oder umgekehrt. Ich glaube hierdurch gezeigt zu haben, dass bei OKA wichtige Zwischenstadien fehlen, und diese sind nun nach meiner Auffassung eben für das Verständnis der Entwicklung der Peribranchialblase von entscheidender Bedeutung. Vgl. übrigens meine pag. 596 ff.

Das Gehirn entsteht aus »Wanderzellen«, die vom Ektoderm »rechts und links . . . . einzeln oder gruppenweise« das Rohr umwandern und sich an der ventralen Seite desselben zur Bildung des Ganglions zusammenlagern. Ich habe in Christiania diese Frage aufs Neue untersucht, bin aber in meiner Ansicht bekräftigt worden. Ich hoffe in einer neuen Arbeit hierauf zurückkommen zu können. Aber auf jeden Fall können die Abbildungen OKA's nicht beweisen, dass gerade diejenigen Wanderzellen, die nach ihm aus dem Ektoderm stammen, zum Ganglion werden, und wenn man sich die Sache überlegt, muss man wohl gestehen, dass ein solcher Beweis schwierig zu liefern wäre.

Bildet sich überhaupt das Ganglion aus Wanderzellen, so ist wohl desswegen die Auffassung OKA's mit derjenigen von SEELIGER zu identificiren. Vgl. übrigens meine pag. 598 ff.

Zum Schluss ist es mir unverständlich, wie OKA, nachdem er die Entstehung der inneren Blase der Knospenanlagen aus der

Digitized by Google

Peribranchialblase geschildert hat, dieselbe als Ento-Mesoderm auffassen kann, und zwar ohne die Larvenentwicklung auch nur mit einem Worte zu berücksichtigen. Denn allein bei der Larve giebt es doch Ekto- und Entoderm! Die Definition des Entoderms ist ja nicht »Alles, was Darm bildet,« sondern »das embryonale innere Blatt, das bei der Gastrulation des Eies entsteht«, und aus diesem larvalen Blatt kommt ja weder die Peribranchialblase der Ascidienlarve, noch die »innere Blase« der Botryllusknospen. Della Valle nennt freilich diese innere Blase Entoderm, aber seine Auffassung stützt sich auf die Untersuchung einer Larve von *Ciona*, auf eine Untersuchung, die (s. oben pag. 592) von allen Seiten bestritten wird. Obwohl ich also hier die Thatsachen in Oka's Arbeit völlig richtig finde, so kann ich doch seinen theoretischen Schlüssen nicht beipflichten.

Christiania, den 24. November 1892.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 37—39.

D = Darm.
Eg = Egestionsöffnung.
Ekt = Ektoderm.
Ei = Eifollikel.
End = Endostyl.
Epl = Epithelialer Theil der Wand.
Erw.Th = Erwachsene Thiere.
Fl = Flimmergrube.
Ghc = Gehirnhöhle.
Gl = Das Gehirn der erwachsenen Thiere.
Gsorg = Geschlechtsorgane.
Hp = Hypophysis.
Hz = Herz.
Ig = Ingestionsöffnung.
In. Bl = Innere Blase.
KD = Kiemendarm.
Kn = Knospe oder Knospenanlage.
LPbc = Linke Hälfte der Peribranchialcavität.
M = Magen.
Mant = Mantel.
Msz = Mesodermzellen.
Mtth = Mutterthier.
NR = Nervenrohr.
Oes = Ösophagus.
Pbc = Peribranchialcavität.
Pc = Pericardium.
Pg = Pigment.
Rct = Rectum.
RPbc = Rechte Hälfte der Peribranchialcavität.
St = Stolonen.
Test = Testis.
Vb. Pbc = Verbindungsstück der beiden Hälften der Peribranchialcavität.
Vst = Verbindungsstiel zwischen Knospe und Mutterthier.
V.V = *V. Verd* = Ventrale Verdickung des Nervenrohres.

Die Figuren 1—32 beziehen sich auf *Botryllus violaceus*, 33—42 auf *Distaplia magnilarva*.

Digitized by Google

Tafel 37.

Fig. 1, 2 und 4 sind von Herrn HEINZE in Neapel, Fig. 3 ist vom Universitätszeichner KRAPF in München gezeichnet.

Fig. 1. Ein Theil einer Colonie, die Lage der Knospen und Stolonen im Verhältnisse zu den Mutterthieren zeigend. Nur ein Thier ausgeführt. Die erwachsenen Thiere sind noch nicht kreisförmig angeordnet. Vergr. 35.

Fig. 2. Junge Knospe von der linken Seite geschen. Die dorsale Seite dem Mutterthiere zugewandt. Vergr. etwa 140.

Fig. 3. Ältere Knospe in derselben Lage wie Fig. 2. Kiemenspalten noch nicht angelegt. Man sieht das Nervenrohr und die einheitliche Peribranchialhöhle. Vergr. etwa 140.

Fig. 4. Bedeutend ältere Knospe mit angelegten Kiemenspalten und jungen Knospenanlagen. Zeigt die fortgeschrittene Entwicklung der Peribranchialcavität. Vergr. etwa 140.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Stolo, um seine einschichtige Structur und das charakteristische Epithel seines Endabschnittes zu zeigen. ZEISS Homog. Imm. $^1/_{18}$.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Knospe, die ein wenig jünger als die der Figur 4 ist. Man sieht die ersten Knospenanlagen als Verdickungen der Peribranchialcavität. Vergr. 350.

Fig. 7. Knospe von ungefähr demselben Alter. Ihre jungen Knospenanlagen etwas weiter entwickelt als die der vorhergehenden Figur. Gleiche Vergrößerung.

Fig. 8. Eine kleine Colonie aus 2 erwachsenen Thieren und 4 Knospen. Zeigt die Verzweigung der Stolonen und die Lage der Knospen. *a.* Anlage der Knospen einer Knospe. *b.* Ausbuchtung des Ektodermes für die Anlage der Geschlechtsorgane. Schwache Vergr.

Fig. 9. Schräger Querschnitt durch eine alte Knospe mit noch nicht fertigen Kiemenspalten. Ihre Knospe *Kn*, die wie die Knospe der Fig. 2 dem Mutterthiere anliegt, ist sagittal getroffen; Verbindungsstiel zwischen beiden noch zweiblättrig. Vergr. 350.

Fig. 10. Junge, noch nicht vom Mutterthiere abgeschnürte Knospe (*Kn.* mit sich ihr anlegenden Geschlechtsorganen. Vergr. 200.

Fig. 11. Querschnitt durch eine sehr junge Knospe, die nur aus *Ekt.* und *In. Bl.* besteht, sammt den Geschlechtsorganen vom Mutterthier abgeschnürt. Vergr. 350.

Fig. 12. Geschlechtsorgane. Vergr. 300.

Tafel 38.

Fig. 13—19. 7 Querschnitte einer Serie durch eine Knospe desselben Alters wie die der Fig. 22. Die Figuren sollen den complicirten Bau dieses Stadiums erklären. Vergr. 200.

Die Schnittrichtungen der einzelnen Figuren sind in Fig. 22 durch punktirte Linien markirt, und zwar entspricht $\alpha-\beta$ der Fig. 13, $\gamma-\delta$ der Fig. 14, $\varepsilon-\zeta$ der Fig. 15 (in Fig. 15*b* ist das Rohr *NR* näher ausgeführt; Vergr. 420), $\eta-\vartheta$ der Fig. 16, $\iota-\varkappa$ der Fig. 17, $\lambda-\mu$ der Fig. 18, $\nu-\xi$ der Fig. 19. Man sieht die vorn getrennten, hinten noch zusammenhängenden Hälften der Peribranchialhöhle, das Nervenrohr vorn geschlossen etc.

Digitized by Google

Digitized by Google

Lith Anst v E A Funke, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

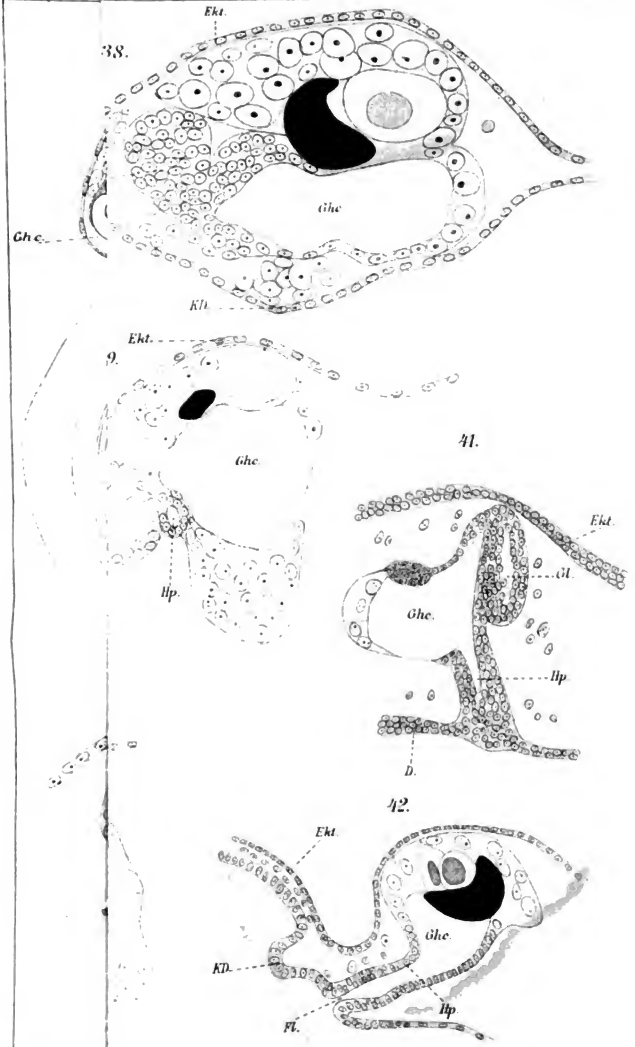


Fig. 38 C Kupf. Fig.

Digitized by Google

Die Figuren 20—24 und 29 sind alle Medianschnitte durch Knospen auf verschiedenen Stadien. Vergr. 350. Sie illustriren die Entwicklung des »Dorsalrohres« und die allmähliche Abschnürung der *Plc* auf der dorsalen Seite des Kiemendarmes.

Die Figuren 25—28 sind Querschnitte verschiedener Knospenstadien, um die allmähliche Differenzirung des Dorsalrohres zu zeigen.

Fig. 25 und 26 sind 420mal vergrößert, Fig. 27 ist mit Zeiss Immersion 2,00 mm gezeichnet, Fig. 28 350mal vergrößert.

Fig. 30 ist ein Medianschnitt durch eine sehr alte Knospe. Das Ganglion ist von der Hypophysis abgeschnürt. Vergr. 200.

Fig. 31. Ein schräger Querschnitt durch eine Knospe. Man sieht eine junge Knospenanlage *Kn*, die Bildung des Herzens und der Geschlechtsorgane. Vergr. 200.

Fig. 32. Querschnitt durch eine Larve von *Botryllus*, um die Knospenanlage *Kn* derselben zu zeigen.

Tafel 39.

Fig. 33, nach einem Totalpräparat von Herrn Krapf in München gezeichnet, lässt die Ingestionsöffnung und das larvale Nervensystem von *Distaplia magnilarva* in seiner höchsten Ausbildung erkennen. Vergr. 200.

Fig. 34 und 35 stellen Querschnitte durch Stadium I dar; ihre Richtung ist in Fig. 36 durch $\alpha-\beta$ (Fig. 34) und $\gamma-\delta$ (Fig. 35) angedeutet. Vergr. 650.

Fig. 36. Frontalschnitt durch Stadium I. Vergr. 300.

Fig. 37 und 38. Zwei Querschnitte durch dieselbe Region eines Larvengehirns auf Stadium II, wie die Figuren 34 und 35 auf Stadium I. Vergr. 650.

Fig. 39 und 40. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch die vorderste Region der Gehirnblase auf Stadium III. Vergr. 300.

Fig. 41. Frontalschnitt durch ein Stadium zwischen II und III. Vergr. 250.

Fig. 42. Sagittalschnitt durch Stadium III. Vergr. 250.

Digitized by Google

Eine neue Stauromeduse

(*Capria* n. *Sturdzii* n.)

von

Dr. Gr. Antipa
aus Bukarest.

Mit Tafel 40.

Als wir das am 19. Mai dieses Jahres in der Nähe der Insel Capri (bei der blauen Grotte) in einer Tiefe von ungefähr 80 m erbeutete Material durchsuchten, fanden wir auf einem Haufen Serpulidenröhrchen ein gelblich-weißes Klümpchen; Herr Conservator Lo Bianco, der ausgezeichnete Kenner der Fauna des Golfes von Neapel, machte mich sofort mit der Bemerkung darauf aufmerksam, dass es eine Lucernaride oder vielleicht eine *Lipkea* sein könnte. Erfreut über diesen Fund brachte ich gleich das Thier in einem besonderen Glase unter, wo es sich bald ausstreckte. Wie groß war aber mein Erstaunen, als ich es nun beobachtete: zwar sah es auf den ersten Blick irgend einer festsitzenden Stauromeduse sehr ähnlich, sein Schirmrand aber war in 10 gleich große Arme oder Randlappen getheilt, und noch mehr, mitten aus der Subumbrella ragte ein langer fünfeckiger Mundstiel hervor! Das Thier hatte also ein vollkommen pentameres Aussehen, und ich dachte, ich hätte ein ganz neues Wesen, eine fünfstrahlige Meduse vor mir. Erst später auf Schnitten überzeugte ich mich davon, dass diese Pentamerie, wie ich nachher zeigen werde, nur äußerlich war und eine Anomalie vorstellte; in Wirklichkeit ist die innere Organisation ganz deutlich tetramer, und so haben wir es mit einer typischen Stauromeduse zu thun.

Nicht so leicht ist es aber gewesen, die Stellung dieses Thieres innerhalb der Ordnung der Stauromedusen zu bestimmen; denn es lässt sich in keiner von den beiden Familien der Lucernariden oder

Digitized by Google

Tesseriden, wie sie gegenwärtig begrenzt sind, unterbringen, sondern zeigt einerseits Charaktere, die nur der einen oder nur der anderen Familie eigen sind, andererseits einige Charaktere, die vom vergleichend-anatomischen Standpunkte sehr wichtig sind, da sie uns die Erklärung mancher isolirten Bildungen bei den Lucernariden ermöglichen, wie z. B. der secundären Tentakel.

In Folgendem gebe ich zunächst eine genaue anatomisch-histologische Beschreibung der *Capria* und suche dann durch Vergleich mit den anderen Stauromedusen ihre Stellung zu bestimmen. — Bei der Beschreibung habe ich HAECKEL's Terminologie angewandt.

Da ich nur ein einziges Exemplar der *Capria* zur Verfügung hatte, so habe ich es erst im Leben so gut wie möglich beobachtet, darauf in eine 1 ‰ige Lösung von Chloralhydrat in Seewasser gebracht, wo es 3 Stunden verweilte, und es erst dann mit einer concentrirten Lösung von Sublimat in dest. Wasser fixirt; ich erhielt so ein ausgezeichnetes Resultat, denn das Thier starb vollkommen ausgestreckt. Gefärbt wurde es mit MAYER's Salzsäure-Carmin. Aus einem Armlappen fertigte ich ein Toto-Präparat an, den Rest des Thieres hingegen bettete ich in Paraffin ein und zerlegte ihn in Querschnitte von 5, 10 und 15 μ Dicke, die noch mit einer Lösung von Pikrinsäure in Terpentinöl nachgefärbt wurden.

Die Arbeit wurde in der Zoologischen Station zu Neapel gemacht, und ich ergreife die Gelegenheit, eine angenehme Pflicht zu erfüllen, indem ich der ganzen Verwaltung dieser Anstalt, speciell dem Herrn Prof. DOHRN, für die freundliche Aufnahme, die ich in ihr gefunden habe, sowie für mancherlei wissenschaftliche Unterstützung meinen Dank ausspreche.

Specielle Beschreibung.

Äußere Form (Taf. 40 Fig. 1). *Capria* hat eine gelblich-weiße Farbe und besitzt in vollkommen ausgestrecktem Zustande eine Länge von ungefähr 9 mm und eine Breite (den größten Schirmdiameter genommen) von 5,5—6 mm. Sie sieht einer Lucernarie ähnlich. Der Körper zerfällt hier wie dort in 3 Hauptregionen: 1) den Becher oder eigentlichen Schirm, 2) den Schirmstiel mit der Fußplatte und 3) den Schirmrand mit den Randlappen.

Der Becher hat die Form einer von oben nach unten zusammengedrückten Kugel; er ist beinahe $1^1/_2$ mal so weit wie hoch, jedoch kann man die Höhe nicht mit Genauigkeit angeben, da er

Digitized by Google

unten am aboralen Pole ohne scharfe Grenze in den Schirmstiel übergeht.

Der aborale Schirmstiel, der nichts weiter ist als eine Verlängerung der Exumbrella des Schirmes, ist ungefähr so lang wie der Becher selbst; sein Durchmesser ist in der Mitte am kleinsten (3,1 mm) und nimmt von dort aus nach dem aboralen Pole zu, um mit einer 3,5 mm breiten Scheibe, der Fußplatte, zu endigen. Mit dieser war das Thier auf Serpulidenröhren befestigt; es klebte so stark daran, dass es beinahe unmöglich gewesen wäre, es im Leben unverletzt loszumachen; nach der Conservirung hingegen löste es sich leicht ab. Ich führe diesen Umstand desswegen an, weil er uns einen Beweis mehr dafür liefert, dass die Fußplatte nicht chemisch (durch das Secret besonderer Drüsen), sondern rein mechanisch, wie ein Saugnapf, functionirt (s. unten p. 623). Hierfür spricht auch der Umstand, dass sie in der Mitte vertieft war. Ihre Umrisse waren unregelmäßig.

Der eigenthümlichste und wichtigste Haupttheil aber, wodurch sich *Capria* schon äußerlich von allen bis jetzt bekannten Stauromedusen unterscheidet, ist der Schirmrand.

Er ist bei unserem Exemplare in 10 gleich große Randlappen getheilt, jedoch sind 2 ohne Zweifel nur eine individuelle Anomalie. Denn während jedem von den 3 ersten Quadranten 2 solche adradiale Randlappen zukommen, liegen in dem 4. Quadranten, der am Rande beinahe doppelt so breit wie die anderen ist, 4 Lappen. Die Beziehungen zu den anderen Organen, speciell zu dem Mundstiel, werden es uns noch besser beweisen. Wir müssen also für *Capria* normal 8 Arme am Schirmrande annehmen. Wenn sie also in Zahl und adradialer Lage dieser Randlappen mit den Lucernariden übereinstimmt, so entfernt sie sich doch weit davon durch Form und Bau derselben. Während nämlich bei den Lucernariden die Randlappen mehr als Träger der kleinen Tentakel dienen, sind sie bei *Capria* zu wirklichen Armen geworden. Das Thier bedient sich ihrer als Werkzeuge zum Fangen und Tödten der Nahrung.

Die Randlappen (Fig. 1 und 8), deren Innenfläche (in diesem Falle Subumbrellarfläche) mit einem prallen Kissen versehen war, während die Außenfläche eben war, sind sehr stark ausgebildet und ragen weit über den Schirmrand hervor. Ihre Länge ist 1,3 mm, ihre Breite nur 0,9 mm; der Abstand zwischen 2 Lappen ist etwas kleiner als letzteres Maß. — Charakteristisch ist besonders der Rand der Lappen. Er ist weder, wie bei den Lucernariden, mit secundären

Digitized by Google

Tentakeln besetzt, noch, wie bei *Lipkea*, ganz glatt (die Tesseriden besitzen ja überhaupt keine Randlappen), sondern ist rund herum von einem dünneren Saum umgeben, und dieser Saum selbst zerfällt in kleine Zähnchen (Fig. 8). Letztere sind vielleicht als Homologa der secundären Tentakel der Lucernariden zu betrachten (s. unten p. 625). — Auf der Subumbrellarwand jedes Lappens fallen schon bei Betrachtung mit dem bloßen Auge mehrere (meist 5—8) große milchweiße Flecken auf, die so aussehen, als ob sie mit einem dünnen Stiele der Körperwand aufsäßen; dies sind eigenthümlich gebaute Nesselbatterien. Mit ihnen tödtet die *Capria* die von ihren Armen gefangene Beute; sie leisten ihr also den Dienst, den die secundären Tentakel mit ihren Nesselknöpfchen den Lucernariden leisten. Ihre Breite kann bis zu 0,23 mm steigen.

Die Subumbrella ist durch eine deutliche Randfurche von der Exumbrella abgegrenzt. Sie ist eng und tief und hat überall dieselben weißen Flecken (Nesselbatterien), wie sie auf der Innenseite der Randlappen vorkommen; jedoch sind sie hier kleiner als dort. — Zu besprechen sind von den Organen der Subumbrella: die Musculatur, der Mundstiel und die Trichterhöhlen.

Während die bisher beschriebenen Organe in ihrem Bau entweder der *Capria* ganz eigen waren oder mit den Lucernariden die meiste Ähnlichkeit hatten, stimmt die Musculatur vollkommen mit der der Tesseriden überein. Hier wie dort ist der Randmuskel ringförmig geschlossen und nicht, wie bei den Lucernariden, in 8 einzelne Muskeln getheilt. Er ist ein 225 μ breites Band und verläuft ununterbrochen um den ganzen Schirmrand herum, an der Basis der Randlappen (Fig. 1). Auch die Längsmuskeln zeigen dieselben ursprünglichen Verhältnisse wie bei den Tesseriden; sie bestehen aus Fasern, die sich über die ganze Oberfläche der Subumbrella zerstreuen, um ähnlich wie dort und im Gegensatz zu den Lucernariden einen zusammenhängenden, trichterförmigen Glockenmuskel (musculus codonoides Haeck.) zu bilden. — Erst in der Tiefe vereinigen sich die Fasern in 4 Felder, um sich in die 4 interradialen Septenmuskeln fortzusetzen, nach dem Rande zu hingegen zerstreuen sie sich immer mehr und verlaufen beinahe parallel.

In der Tiefe der Subumbrella ist der mächtige und lange Mundstiel angeheftet (Fig. 2 und 3), dessen Spitze den deutlich fünfkreuzigen Mund trägt; zwischen je 2 Kreuzarmen des Mundes verläuft nach der Basis des Stieles zu eine tiefe longitudinale Furche, und diese zerlegen den Mundstiel in 5 deutliche Vorsprünge und

Digitized by Google

verleihen ihm ein ganz pentaradiales Aussehen. Von diesen Furchen liegen 4 interradial und setzen sich nach der Basis zu in die 4 interradialen Trichterhöhlen fort (Fig. 4 und 5 *a*, *b*, *c*, *d*); 3 mit diesen alternirende, in 3 Perradien liegende Vorsprünge (*1*, *2*, *3* in Fig. 4) verbinden sich mit der subumbrellaren Wand und bilden die 3 entsprechenden Mundstrebepfeiler; die 5. Furche *e* aber, welche perradial liegt, verschwindet allmählich nach der Basis zu, indem die 2 Vorsprünge zu ihren beiden Seiten sich immer mehr einander nähern und mit einander verschmelzen, um sich dann mit der subumbrellaren Wand im Perradium zu vereinigen und den 4. Mundstrebepfeiler zu bilden (Fig. 4 und 5). — Ich muss hier gleich bemerken, dass diese 5. Furche mit den Vorsprüngen zu ihren beiden Seiten in einem und demselben Quadrant liegt, und zwar in dem, wo am Schirmrande sich auch die zwei Arme mehr gebildet haben. Somit ist es sicher, dass die anscheinende Pentamerie nur eine individuelle Anomalie ist und nur das Äußere betrifft, während im Inneren eine typische Tetramerie herrscht. Man braucht, um sich hiervon zu überzeugen, nur die Querschnitte 4, 5 und 6 mit einander zu vergleichen. Wir müssen also auch für die *Capria* normalerweise einen langen Mundstiel mit 4 perradialen Vorsprüngen, 4 interradialen Furchen und vierkreuzigem perradialem Munde annehmen[1].

In den Interradien vertieft sich von dem Ansatze des Mundstieles aus die Subumbrella zu 4 großen und weiten Trichterhöhlen (Infundibula). Sie reichen bis zum Ansatz des Schirmstieles, d. h. bis an den Ursprung der Taeniolen. — Auf ihren Seitenwänden (nach den Radialtaschen zu) liegen die 8 adradialen breiten Gonaden:

---

[1] Wenn diese Anomalie vom anatomischen Standpunkte freilich gar keine Bedeutung hat und der systematischen Beurtheilung des Thieres gar kein Hindernis in den Weg stellt, so bietet sie uns doch ein schönes Beispiel dafür dar, wie ein radiär gebautes Thier, indem sich eins seiner Paramere verdoppelt, äußerlich seine Radienzahl vermehrt. Ähnliche Beispiele trifft man sehr oft bei den Echinodermen, hauptsächlich bei den Seesternen an. Aber auch unter den Coelenteraten kennt man verschiedene; ich citire von den Korallen nur *Caryophyllia rugosa*, die von MOSELEY als achtzählige Koralle beschrieben wurde, bei der aber G. v. KOCH in ausgezeichneter Weise gezeigt hat, dass die Jungen ursprünglich typisch sechsstrahlig sind und erst allmählich pseudo-octomeral werden. Indem nämlich die Septen in 2 benachbarten Sectoren sich schnell bis zur 4. Ordnung vermehren, in den anderen 4 Sectoren hingegen nur bis zur 3. Ordnung gelangen, erhält die Koralle im Ganzen 32 Septen, die sich der Größe nach in 3 Cyclen von 8, 8 und 16 anordnen.

Auch das KOROTNEFF'sche Exemplar von *Lucernaria octoradiata* mit mehreren verdoppelten Parameren ließe sich vielleicht hier anreihen.

Digitized by Google

jedoch sind diese so versteckt, dass man sie von außen fast gar nicht sehen kann, wesswegen auch ihre genauere Beschreibung erst in dem nächsten Abschnitt gegeben werden soll.

Feinerer Bau. Die Körperwand besteht, genau wie bei allen anderen Stauromedusen, aus den drei Schichten: Ektoderm, Gallerte und Entoderm.

Das Ektoderm ist überall von ziemlich gleicher Dicke (etwa 12 μ) und besteht aus der dünnen Cuticula und der aus länglichen Zellen gebildeten Hypodermis. Nur an wenigen Stellen wird es entweder dünner, z. B. an den Vorsprüngen des Mundrohres, oder dicker, so am Saum der Randlappen oder an der Fußplatte. Die Kerne liegen stets in der inneren Hälfte der Zellen. Es ist zu bemerken, dass die Zellen, welche die Hypodermis der Fußplatte zusammensetzen, einander alle gleich sind und sich nur durch ihre Länge von den anderen Ectodermzellen unterscheiden. Ich habe dort keine besonderen Drüsen gefunden, deren Secret zur Anheftung des Thieres dienen könnte. Zwischen den gewöhnlichen Zellen der Hypodermis trifft man sehr oft einzelne Nesselzellen mit einer Breite von ungefähr 8 μ und einer Länge von 12 μ (Fig. 12). Selten vereinigen sie sich an der Exumbrella zu mehreren (bis 8 Stück), um eine Nesselbatterie zu bilden; dagegen treten an der Subumbrella, speciell an den Randlappen, dem Schirmrand und Mundrand, ganz merkwürdige Batterien auf.

Das Entoderm besteht aus Zellen, die beinahe doppelt so lang sind (ungefähr 20 μ) wie die Ektodermzellen. Die Kerne liegen stets mehr nach der Gallerte zu. Die vielen Nesselzellen, die man hier überall zerstreut findet, unterscheiden sich durch ihre Dimensionen bedeutend von denen des Ektoderms: sie sind viel dünner und kleiner als jene (nur 6 μ lang und 2,4—3 μ breit). Alle liegen sie an der äußeren (gastralen) Epithelfläche (Fig. 16).

Die Gallerte der Exumbrella zeigt auf Schnitten in Folge der Conservirung (Wasserentziehung) eine ungleichmäßige Dicke, doch kann man im Allgemeinen als Mittel 40—50 μ annehmen. Mit Salzsäure-Carmin färbt sie sich nach der ektodermalen Seite zu nur ganz schwach rosa, nach der entodermalen hingegen tief roth, daher sieht sie hier viel dichter aus als dort. Die elastischen Fasern, welche die ganze Gallerte der Lucernariden so reichlich durchsetzen, habe ich bei *Capria* kaum angetroffen. In der Subumbrella ist die Gallerte

Digitized by Google

viel dünner (höchstens bis 7 μ); nur da, wo das Ektoderm sich vom Entoderm entfernt, um dazwischen Platz für andere Organe (Gonaden, Nesselbatterien etc.) zu lassen, ist sie etwas stärker; stets färbt sie sich aber hier nur ganz schwach. In den Cathammata schließlich bildet sie zwar nur eine ganz dünne Lamelle, ist aber doch sehr dicht und färbt sich tief roth.

Mit dem Ektoderm der Subumbrella im Zusammenhange steht die Muskulatur. Der Kranzmuskel hat überall einen gleichmäßigen ovalen Querschnitt mit dem größeren Durchmesser von 225 und dem kleineren von 140—150 μ; er besteht, wie die ähnlichen Muskeln anderer Acraspeden, aus Fibrillen, die sich auf dünnen, sich dendritisch verzweigenden und mit einander anastomosirenden Gallertlamellen ausbreiten (Fig. 14). Die Radialmuskeln bestehen aus einer einzigen Schicht Fibrillen, die Ausläufer der Ektodermzellen zu sein scheinen (Fig. 15) und sich auf die Gallerte unter ihnen auflegen; sie zerstreuen sich regelmäßig über die ganze Subumbrella und reichen unten bis an die Ränder der Armlappen (Fig. 8, 9, 11 *Lgsm. F*), jedoch faltet sich bei ihrem Eintritt in die Trichterhöhlen die Gallerte, welcher die Muskelfibrillenplatte aufsitzt, und verästelt sich so, dass die vorher zerstreuten Fibrillen sich jetzt zu 4 Muskeln vereinigen, die allerdings noch ziemlich breit und dünn sind (Fig. 6 *Lgsm*). Je näher sie aber dem aboralen Pole kommen, desto stärker werden die Verästelungen und anastomosiren sogar mit einander; es bilden sich also allmählich 4 immer compactere Muskeln, die sich mitten in die Taeniolen des Schirmstieles fortsetzen (Fig. 7). An der Fußplatte angekommen, breiten sie sich aus, bilden eine kräftige Muskulatur derselben und bewirken durch ihre Contractionen die Anheftung der Platte wie ein Saugnapf. Sie endigen alle mitten in der Platte in einem Punkte. — Zu erwähnen wäre noch, dass man unter dem Ektoderm des Mundstieles eine Schicht von vereinzelten parallelen Längsmuskelfibrillen antrifft.

Im Baue der 8 hohlen adradialen Randlappen verdienen besondere Aufmerksamkeit der Randsaum mit den Randzähnen und die Nesselbatterien, im Übrigen stimmt die Wand der Lappen vollkommen mit der übrigen Körperwand überein. Wie schon hervorgehoben wurde, endet jeder Lappen mit einem dünnen, ungefähr 90 μ breiten Randsaume (Fig. 8), und jeder Saum wieder ist in 16—20 kleine conische Zähnchen getheilt. Diese Randzähne nehmen an Größe von der Basis nach der Spitze des Lappens zu und können bis 80 μ lang und 45 μ breit werden. Ich studirte sie sowohl

Digitized by Google

auf einem Toto-Präparat (Fig. 8), als auch auf Schnitten (Fig. 10). Überall sieht man sie von einem engen Canälchen durchsetzt, das bis zu ihrer Spitze verläuft, um dort blind zu endigen; es ist eine directe Fortsetzung der Gastrovascularhöhle. — Fig. 10 stellt einen Schnitt durch 2 solche Zähnchen vor; er ist leider etwas schief geführt, so dass sie nicht in ihrer ganzen Länge getroffen sind. Man sieht nun, dass das Entoderm, welches das Lumen dieser Canälchen bildet, eine andere Beschaffenheit hat, als das übrige Entoderm. Jede Zelle ist nämlich in 2 Abschnitte getheilt; das innere Ende enthält einen plasmareichen, granulösen Inhalt und den Kern, das äußere ist mehr homogen, hyalin; es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass wir es hier mit einem ähnlichen Vorgang wie in den Tentakeln vieler Hydroiden etc. zu thun haben, wo die Zellen einen plasmareichen verdauenden Abschnitt zeigen. — Auf das Entoderm folgt eine dünne, aber feste und sich stark färbende Gallertschicht und dann das hier etwas verdickte Ektoderm mit seinen Nesselkapseln. Zwischen den einzelnen Zähnchen findet man öfters kleine Nesselbatterien. — Aus dieser Beschreibung sowie aus den Abbildungen kann man mit Leichtigkeit eine gewisse Ähnlichkeit zwischen diesen Bildungen und den secundären Tentakeln der Lucernariden sehen, und ich halte sie auch beide für homolog; wir brauchen uns nur ein Zähnchen etwas verlängert und seine Spitze in Folge einer functionellen Anpassung an das Tasten, Vertheidigen etc. stärker entwickelt zu denken, so haben wir den Tentakel einer *Lucernaria* vor uns. Somit würden diese Randzähnchen der *Capria* einen Übergang zu den merkwürdigen und isolirten Bildungen der Lucernariden vorstellen.

Die Nesselbatterien, die man zu 5—8 auf der subumbrellaren Seite jedes Randlappens antrifft, sitzen unter dem Ektoderm tief in die Gallerte eingebettet. Sie stimmen im Bau vollkommen mit den Batterien an der ganzen Oberfläche der Subumbrella sowie am Mundrand und Schirmrand überein, wesswegen ich sie hier alle zusammen abhandeln möchte. — Jede Batterie (Fig. 9 und 11) besteht aus einer Höhle, die 100—130 μ breit sein kann (dies gilt von denen in den Randlappen, die anderen werden auch viel kleiner) und einem Wandepithel. Letzteres steht durch einen Zellstrang mit dem äußeren Ektoderm in Verbindung (Fig. 9 und 11 *Ect.str.*). Die Zellen dieses Stranges sind so angeordnet, als ob sie in der Mitte einen Canal bildeten, und noch mehr: zu beiden Enden des Stranges sieht man eine kleine Vertiefung als Eingang in diesen Canal (Fig. 11), jedoch habe ich nie ein richtiges Lumen beobachtet. In den Zellen der

Digitized by Google

Wand liegen die Nesselkapseln in allen Stadien, wie sie KLING für Lucernariden beschrieben hat.

Fig. 9 stellt einen Horizontalschnitt durch die subumbrellare Wand eines Armlappens vor; sie zeigt die genaue Lage der Batterien. Ihr Inhalt besteht (ich habe sie nur auf Schnitten, leider nicht auch an frischem Material untersuchen können) aus zweierlei Elementen: 1) aus typischen flaschenförmigen Nesselkapseln, die sich mit Carmin schwach rosa gefärbt haben und in ihrem Inneren deutlich einen langen Schlauch enthalten, der vom Halse der Kapsel aus erst gerade nach unten verläuft und sich dann mehrmals aufwickelt (Fig. 13*a*), und 2) aus Elementen, die zwar genau dieselbe Form wie die obigen hatten und wie Kapseln aussahen, jedoch so schwarz waren, dass man entweder in ihnen gar nichts oder höchstens eine stark lichtbrechende granulirte Masse (Fig. 13*d*) sah. Es war mir im Anfang sehr schwer, über die wirkliche Natur dieser Elemente ins Klare zu kommen, besonders da CARL VOGT bei *Lipkea* an denselben Stellen seine »Glandes muqueuses« beschrieben hat. Nachher gelang es mir aber, Übergänge zwischen beiden Elementen zu finden, nämlich solche, die nicht ganz schwarz waren (Fig. 13*c*) und bei denen man neben dem granulösen Inhalt auch den Schlauch sehen konnte, und solche (Fig. 13*b*), welche alle Windungen desselben zeigten; so ergab es sich dann, dass diese gleich den anderen echte Nesselkapseln waren, die vielleicht nur in Folge der Behandlung mit Sublimat oder den anderen Reagentien undurchsichtig geworden waren[1]. Übrigens sprechen auch ihre Form und ihre Lage in der Nesselbatterie für ihre Natur als Nesselkapseln[2].

Das Gastrovascularsystem wiederholt im Großen und Ganzen die Form des Körpers. Er setzt sich hier wie bei allen anderen Stauromedusen aus dem Hauptdarm und aus den 4 Radialtaschen (Kranzdarm) zusammen. Der Hauptdarm fängt mit dem vierkreuzigen (bei unserem Exemplare anomal fünfkreuzigen) Munde an, der in das lange Mundrohr hineinführt. Die Wand desselben

[1] Nicht nur hierbei, sondern auch bei der Entscheidung über die Anomalie am Schirmrande etc. habe ich mich des Rathes des ausgezeichneten Kenners der Coelenteraten, G. v. KOCH, zu erfreuen gehabt, der zugleich mit mir in Neapel arbeitete. Ich spreche ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

[2] Ich muss hervorheben, dass auch unter den vereinzelten Nesselkapseln des Ektoderms sowie den kleinen entodermalen viele schwarze mit granulösem Inhalt waren; die Übergangsformen konnte man auch hier antreffen, so dass dadurch die Deutung als Nesselkapseln noch sicherer wird.

Digitized by Google

bildet an den entsprechenden Stellen der 4 (am Mund anomal 5) äußeren Furchen 4 (resp. 5) innere Entodermfalten, in die sich auch die Gallerte fortsetzt; sie reichen bis nahe an seine Mitte, so dass sein Lumen in 4 Kammern getheilt wird (Fig. 4 und 5). Die Falten setzen sich in dem Centralmagen weiter fort (Fig. 6), werden aber allmählich kleiner und verschwinden zugleich mit den 4 Trichterhöhlen am Anfange der Taeniolen.

Das Mundrohr führt direct in den weiten conischen Centralmagen, und dieser setzt sich ohne scharfe Grenze in dem Stielcanal (Grundmagen) weiter fort. Einen großen Theil des Magenraumes nehmen die 4 weiten interradialen Infundibula ein, jedoch vergrößern sie nur die verdauende Oberfläche; offenbar auch nur zu diesem Zwecke bildet hier das Entoderm viele Vorsprünge und Falten.

An der Wand des Stielcanals entspringen 4 hohe (etwa 530 μ) interradiale Taeniolen, welche an ihrer Anheftungsstelle ganz dünn (etwa 32 μ) sind, aber am Rande in Folge der 4 Längsmuskelstränge, die sie enthalten (Fig. 14), bis zu 80 μ anschwellen. — Die Gastralfilamente fangen ungefähr in der Mitte des Centralmagens an und ziehen durch die ganze Länge des Thieres bis zur Fußplatte. Sie sind sehr zahlreich, besonders im Stiele, und heften sich an den Rand der Taeniolen an. Ihre Länge kann bis zu 2, sogar 3 mm steigen, ihre Breite bis zu 30 μ. Sie bestehen aus einem Entodermschlauch voll Gallerte. An ihrer Spitze (s. den Quer- und Längsschnitt Fig. 17 *a* und *b*) liegen im Epithel sehr viele kleine Nesselkapseln, die nach der Basis immer seltener werden.

Vom Centralmagen gelangt man durch 4 perradiale Gastralostien in die Radialtaschen; diese sind durch 4 dünne aber lange Septalleisten von einander getrennt, welche nur am Schirmrande eine kleine Öffnung (Circular-Ostium) freilassen, um einen Randcanal zu bilden, ähnlich wie bei den Lucernariden und im Gegensatz zu den Tesseriden, wo die Leisten nur auf 4 Punkte (Septal-Knoten, Cathammen) beschränkt sind.

Auf der subumbrellaren Wand der Radialtaschen entlang den Trichterhöhlen liegen, ähnlich wie bei den Lucernariden (ausgenommen *Halicyathus*), paarweise zu beiden Seiten der Septalleisten die 8 adradialen Gonaden in Form von 8 breiten Bändern; sie reichen nach unten nur bis zur Anheftungsstelle des Mundstieles, kommen also gar nicht aus der Trichterhöhle hervor, so dass man sie von außen nicht sehen kann. Nach oben reichen sie bis zum Eingange in den Schirmstiel. Jedes Band ist, wie bei den Lucernariden, aus

Digitized by Google

vielen Säckchen zusammengesetzt, und diese wieder aus je 1—3 gelappten Follikeln: letztere erweitern sich zu einem Sinus, der bei unserem einzigen Exemplare voll reifer Spermatozoen war. Die Sinuse verlängern sich zu kleinen Canälchen, die sich mit einander vereinigen, um durch einen größeren Ductus nach außen in die Radialtasche zu führen: diese Ducti waren immer offene Canäle.

Sogenannte Mesogon-Taschen, wie sie einige Lucernariden (Halicyathidae) haben, waren hier nicht zu beobachten.

Ich brauche kaum noch zu erwähnen, dass ich an dem einzigen Exemplar das Nervensystem, welches ja bei den Coelenteraten nur durch ganz besondere Methoden (die meistentheils frisches Material verlangen) nachzuweisen ist, nicht studiren konnte.

Wenn wir das bisher Gesagte kurz zusammenfassen, so erhalten wir folgende Diagnose:

Capria Sturdzii n. g., n. sp.

Genus-Diagnose: Stauromedusen mit 8 adradialen, in richtige Arme zum Fangen und Tödten umgewandelten Randlappen; ohne succursale Tentakel, aber mit einem in kleine Zähnchen getheilten Saum um die Arme und mit eigenthümlichen großen Nesselbatterien in ihrer subumbrellaren Wand. Keine Principal-Tentakel. Kranzmuskel des Schirmrandes ringförmig, nicht in 8 isolirte Randmuskeln zerfallen. — Längsmuskeln gleichmäßig trichterförmig über die ganze Oberfläche der Subumbrella vertheilt. Die 4 Septalleisten der Radialtaschen reichen bis nahe an den Schirmrand, wo sie von dem Ringcanal durchbohrt werden. Ein langer Mundstiel. 8 adradiale Gonaden. Ein Schirmstiel zum Anheften.

Species-Diagnose: Schirm platt-kugelförmig, $1^1/_2$mal so weit wie hoch. Schirmstiel breit, so lang wie der Schirm selbst. Fußplatte breit, ähnlich einem Saugnapf. Arme mit Randsaum, der in 16—20 Zähnchen getheilt ist, und mit je 5—8 großen Nesselbatterien in der subumbrellaren Wand. 4 Reihen Gastralfilamente längs den 4 interradialen Taeniolen von der Mitte des Centralmagens bis zur Fußplatte. Mundrohr lang, vierseitig prismatisch, mit 4 interradialen Längsfurchen. Mundöffnung vierkreuzig. 8 bandförmige Gonaden, oben (aboral) bis zu den Taeniolen, unten nur bis zu den Öffnungen der Trichterhöhlen reichend.

Digitized by Google

Systematische Stellung.

Versuchen wir nun noch kurz zum Schlusse, so gut es geht, die Stellung der *Capria* innerhalb der Gruppe der Stauromedusen zu bestimmen. Wie bekannt, wird seit 1877 nach dem Vorschlage HAECKEL's die Gruppe der Stauromedusen aus 2 Familien zusammengesetzt, nämlich den Tesseridae (HAECKEL) und Lucernaridae (JOHNSTON). Beide werden von HAECKEL folgendermaßen definirt:

Tesseridae (HAECK. 1877). »Stauromedusen mit einfachem, ungetheiltem Schirmrand, ohne hohle Randlappen oder ‚Arme'. 8 Principal-Tentakel (4 perradiale und 4 interradiale) stets vorhanden, nicht in Randanker oder Sinneskolben verwandelt; außerdem bisweilen noch zahlreiche succursale Tentakel. Kranzmuskel des Schirmrandes ringförmig, nicht in 8 isolirte Randmuskeln zerfallen. Auf dem Scheitel des Schirmes entweder ein Scheitel-Aufsatz oder ein Schirmstiel.«

Lucernaridae (JOHNSTON 1847). »Stauromedusen mit gelapptem oder eingeschnittenem Schirmrande, welcher durch 8 tiefe Buchten (4 perradiale und 4 interradiale) in 8 hohle adradiale Lappen oder Arme zerfällt; am Ende jedes Armes ein pinselförmiges Büschel von hohlen, geknöpften Tentakeln. 8 principale Tentakel (4 perradiale und 4 interradiale), entweder in adhäsive Randanker verwandelt oder fehlend (rückgebildet oder ausgefallen). Kranzmuskel des Schirmrandes in 8 isolirte Randmuskeln zerfallen. Auf dem Scheitel des Schirmes ein Stiel zum Anheften.«

Zu diesen beiden Familien fügte CARL VOGT eine dritte hinzu, die der Lipkeïden, die er folgendermaßen charakterisirt:

»Stauroméduses à huit bras, à cloche surbaissé, munies d'une ventouse fixatoire au sommet, dépourvues de tentacules, de canal circulaire, ayant un muscle en anneau complet au bord de l'ombrelle, des nématocystes disséminés sur la face sous-ombrellaire et des glandes muqueuses très développées.«

Meiner Ansicht nach hat diese Familie keine Existenz-Berechtigung, da sie nur auf die Kenntnis eines einzigen Exemplares, ohne Geschlechtsorgane, also einer Jugendform beruht; so lange man nicht weiß, wie das vollkommen ausgebildete Thier aussieht, kann man, glaube ich, auch keine besondere Familie dafür annehmen.

Wenn wir nun unser Thier mit jenen beiden Familien vergleichen, so sehen wir, dass es 1) Charaktere von allen beiden Familien

Digitized by Google

in sich vereinigt, z. B.: während es einerseits vollkommen mit den Tesseriden in der Bildung der Muskulatur (sowohl des Kranzmuskels als auch der Längsmuskeln) und in dem Mangel der secundären Tentakel übereinstimmt, nähert es sich durch das Gastrovascularsystem, den in 8 adradiale Randlappen getheilten Schirmrand, den Anheftungsstiel etc. den Lucernariden. Es bildet also hierdurch einigermaßen einen Übergang zwischen den beiden Familien. Es besitzt aber auch 2) einige Charaktere, die nur ihm ganz eigen sind und die es von beiden anderen Familien entfernen, so besonders die Entwicklung der Randlappen zu den mächtigen, merkwürdigen, zum Tödten und Fangen eingerichteten Armen mit ihren riesigen Nesselbatterien und den eigenthümlichen Randzähnen.

Auch der *Lipkea* ähnelt unser Thier gerade wie den Tesseriden in der Bildung der Muskulatur, dann noch in den 8 Armen; es unterscheidet sich aber davon durch den Besitz eines Schirmstieles, eines Ringcanals am Rande der Gastrovasculartaschen, eines Mundstieles, der Zähne am Rande der Arme etc. etc.

Es lässt sich also in keine der bisher bestehenden Familien einreihen, da es zwar einerseits zu beiden nähere Beziehungen zeigt, andererseits sich aber von beiden unterscheidet. Wir müssen also dafür die besondere intermediäre Familie der Capriidae bilden mit folgender Diagnose:

Capriidae n. fam. Festsitzende Stauromedusen mit adradialen, mächtigen, zum Fangen eingerichteten Armen am Schirmrand. Ohne Principal-Tentakel und ohne Succursal-Tentakel, aber mit einem in Zähnchen getheilten Randsaum um jeden Arm. Kranzmuskel des Schirmrandes ununterbrochen ringförmig, nicht in 8 isolirte Randmuskeln zerfallen. Längsmuskeln gleichmäßig trichterförmig über die Subumbrella vertheilt. Mit einem Schirmstiel zum Anheften.

Neapel, 15. September 1892.

Litteratur.

Antipa, Gr., Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen im Jahre 1889. in: Z. Jahrb. Syst. Abth. 6. Bd. 1892.

Goette, A., Entwickelungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. in: Abh. z. Entw.-Gesch. der Thiere. 4. Heft. 1887.

Haeckel, E. Monographie der Medusen. 1. Theil, 2. Hälfte. Acraspeden. in: Jena. Denkschriften 1879.

Digitized by Google

Kling, O., Über *Cratherolophus tethys*. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Lucernarien. in: Morph. Jahrb. 5. Bd. 1879.

Koch, G. v., Über *Caryophyllia rugosa* Moseley. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889.

Taschenberg, Otto E., Anatomie, Histologie und Systematik der Cylicozoa etc. Halle 1877.

Vogt, Carl, Sur un nouveau genre de Médusaire sessile, *Lipkea ruspoliana* C.V. in: Mém. Inst. Nation. Genèvois. Tome 17. Genève 1877.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 40.

Fig. 1. *Capria Sturdzii* von oben im Profil. Man sieht besonders gut die Arme mit ihren Nesselbatterien und Randzähnchen, sowie den Kranzmuskel.

Fig. 2. Der anomale fünfstrahlige Mundstiel mit dem fünfkreuzigen Munde von der Seite.

Fig. 3. Mundkreuz von oben.

Fig. 4. Querschnitt durch den oralen (nahe dem Schirmrande) Theil des Schirmes. Im Umkreise die 4 Radialtaschen, in der Mitte der anomale fünfstrahlige Mundstiel. *a, b, c, d, e* die 5 Längsfurchen; *N.B.* Nesselbatterien; *1, 2, 3, 4, 5* die 5 Vorsprünge. Obj. a 3, Oc. 2 Zeiss.

Fig. 5. Querschnitt etwas höher (mehr aboral) geführt, um den Übergang des fünfstrahligen anomalen Mundstiels in den vierstrahligen zu zeigen; die Furche *e* verschwindet und die Vorsprünge 4 und 5 vereinigen sich mit einander, verschmelzen mit der subumbrellaren Wand im Perradius und bilden einen Mundstrebepfeiler. Dieselbe Vergrößerung wie Fig. 4.

Fig. 6. Querschnitt in der Gegend des Centralmagens. *Ect.* Ektoderm, *G.* Gallerte, *Ent.* Entoderm, *N.B.* Nesselbatterien, *Lgs.M.* Längsmuskeln, *Ent.F.* Entodermfalten, *Inf.* Infundibulum, *S.L.* Septalleiste, *G.F.* Gastralfilament, *Gon.S.* Gonadensäckchen. Obj. a 3, Oc. 3 Zeiss.

Fig. 7. Querschnitt durch den Schirmstiel. *G.T.* Gastral-Taeniole, *T.Lgs.M.* Taeniolen-Längsmuskeln, *G.F.* Gastral-Filament. — *Ect., G., Ent.* wie in Fig. 6. — Obj. a 3, Oc. 2 Zeiss.

Fig. 8. Ein Arm in toto präparirt. *Ex.W.* exumbrellare, *Sub.W.* subumbrellare Wand, *R.S.* Randsaum, *R.Z.* Randzähnchen, *Z.c.* Zahncanälchen (Ausläufer der Gastrovascularhöhle), *Nb* kleine Nesselbatterien im Randsaum, *N.B.* riesige Nesselbatterien in der subumbrellaren Wand, *Lgsm.F.* Längsmuskelfasern. Obj. A, Oc. 2 Zeiss.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch die subumbrellare Wand eines Armes. *W.E.* Wandepithel der riesigen Nesselbatterien, *N.K.* Nesselkapseln, *N.Z.* nesselkapselbildende Zellen in dem Wandepithel, *Ect.Str.* Ektodermstrang von der Batterie zur Wand des Armes, *Lgsm.F.*

Digitized by Google

Längsmuskelfasern. — *Ect.*, *G.* und *Ent.* wie in Fig. 6. — Obj. A, Oc. 3 Zeiss.

Fig. 10. Längsschnitt durch 2 Randzähnchen. *Z. c.* Zahncanälchen, *V.E.* plasmareicher verdauender Theil der Entodermzellen, *S.E.* hyaliner stützender Theil derselben. *Ect.*, *G.* und *Ent.* wie in Fig. 6. Obj. D, Oc. 3 Zeiss.

Fig. 11. Querschnitt durch eine riesige Nesselbatterie. *c* Canälchen zwischen Batterie und außen. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 9. Obj. D, Oc. 3 Zeiss.

Fig. 12. Nesselkapsel aus dem Ektoderm der Subumbrella. *N.s.* Nesselschlauch. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$, Oc. 3.

Fig. 13. Verschiedene Nesselkapseln aus einer riesigen Batterie: *a* eine typische Nesselzelle, *d* eine durch Sublimat (?) ganz schwarz gewordene, mit granulösem Inhalt, *b* und *c* Übergänge zwischen beiden. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$, Oc. 3.

Fig. 14. Querschnitt durch den Randmuskel. Obj. A, Oc. 3 Zeiss.

Fig. 15. Ein Stück Epithel von der Subumbrella. *Ect.* Ektoderm, *Lm.F.* quergeschnittene Längsmuskelfibrillen = Ausläufer (?) der Ektodermzellen, *G.* Gallerte. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 16. Ein Stück von der Wand des Mundstieles. *Ect.* Ektoderm, *Ent.* Entoderm, *En.N.K.* entodermale Nesselkapseln. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 17. Gastral-Filament (*a* im Querschnitt, *b* im Längsschnitt) in der Nähe seines Endes. Buchstaben wie in Fig. 16. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 18. Querschnitt durch ein Genitalsäckchen. *F.* Hoden-Follikel voll reifer Spermatozoen, *Sm.* Spermamutterzellen, *S.* Genitalsinus, *A.* Ausführungsgang, *Ect.* Ektoderm, *Ent.* Entoderm. Obj. A, Oc. 3 Zeiss.

Digitized by Google

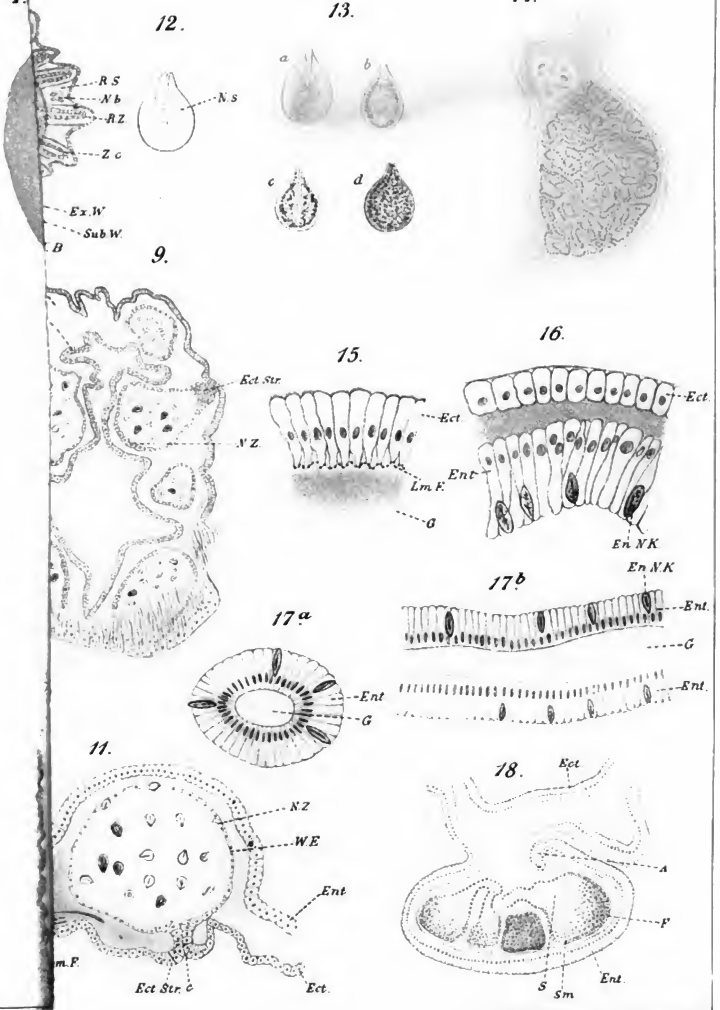


Fig. 1–8 M

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Digitized by Google

Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1885—1892

von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 41.

Seit dem Jahre 1884 habe ich an dieser Stelle über Thun und Lassen, Leben und Gedeihen der Zoologischen Station keine weitere Rechenschaft gegeben. Als ich das letzte Mal das Wort nahm — vgl. Mitth. Stat. Z. Neapel 6. Bd. 1885 pag. 93 ff. — konnte, ja musste ich über zwei weitaussehende Pläne und Aussichten sprechen, welche gerade damals die Quintessenz meines Wollens und Handelns bildeten: die Erbauung eines zweiten Gebäudes der Zool. Station und den Versuch, eine schwimmende oceanische Station herzustellen. Erfolg und Misserfolg haben sich dabei die Waage gehalten — heute nun möchte ich über den Ausgang beider Pläne einige aufklärende Worte sagen.

Als ich im Jahre 1875 die ersten Anstrengungen machte, für die damals beginnende Laufbahn der Station ein unentbehrliches Instrument zu schaffen: eine kleine Dampfjacht, den jetzt allen Biologen so wohl bekannten »Johannes Müller«, schrieb mir mein alter, überaus wohlwollender Freund und Beschützer, Carl Theodor v. Siebold, einen dringenden Brief, in dem er mich mahnte, ja Maß zu halten und nicht durch zu hoch gespannte Ansprüche theils meine eigne Leistungskraft, theils das Wohlwollen weiterer Kreise auf eine allzu harte Probe zu stellen. Von anderer Seite ward mir gesagt: »Ne quid nimis! Sie haben so viel erreicht: überspannen Sie den Bogen nicht!« Ich schrieb diese Warnungen der Theilnahme zu,

Digitized by Google

welche theils der Sache, theils der Person galten, ließ mich aber nicht irre machen. Wie der Erfolg bewies, hatte ich Recht und kann heute wohl sagen, dass der »Johannes Müller« auf mancherlei Weisen die producirenden Kräfte des ganzen Unternehmens in unschätzbarer Weise gesteigert hat. Ich sage mit Vorbedacht: auf mancherlei Weise, und will darüber nähere Aufklärung geben.

Als ich nach Neapel kam, war das Erste, was ich that, ein Segelboot bauen zu lassen, um damit dretschen und fischen zu können. Das Boot — es existirt noch als das sog. Taucherboot — war mit Rudern oder Segeln zu bewegen. Ein Sommer reichte hin, mich zu überzeugen, wie gänzlich unzureichend es war, das zu leisten, was erfordert wurde. Die Entfernungen im Golfe von Neapel sind viel zu groß, als dass darauf gerechnet werden konnte, durch Rudern an die Stellen zu gelangen, welche die größte Ernte für das Grundnetz ergeben mussten; die Tiefen ihrerseits waren zu beträchtlich, um für das Aufziehen des Grundnetzes durch Menschenhände nicht allzu rasch das Ultra posse zu erreichen. Gab es hinreichenden Wind zum Segeln, so verdarb grade auch dieser Wind wiederum die Möglichkeit ausgiebigen Dretschens: die Wellen wurden zu hoch, das Grundnetz unpraktikabel. Die Nothwendigkeit des »Johannes Müller« lag also zu Tage.

Im Mai 1876 kam das kleine Dampfschiff in Neapel an und begann, die Grundbedingungen des Lebens der Zool. Station funditus zu verändern. Bedurfte es auch noch einiger Jahre, um das Grundnetzfischen der Zoolog. Station zu der Vollkommenheit zu entwickeln, welche es jetzt erlaubt, binnen 5—8 Stunden frische Materialien für das Studium oder die Conservirung, wenn nöthig Tag für Tag von den weitest entfernt liegenden Jagdgründen (Capri, Ischia, Sirenen-Inseln) herbeizuschaffen, der vielen näher liegenden Punkte (Secca di Benta palummo, Lo Vervece bei Sorrento, Torre del Greco, Gajola etc.) nicht zu gedenken, so war doch aber die Grundbedingung zu der gewaltigen Steigerung der Materialbeschaffung gegeben, welche bei dem stets wachsenden Andrang fremder Gelehrter zur Benutzung der Station nothwendig, die Conditio sine qua non derselben war. Dies ist so selbstverständlich, dass ich Weiteres darüber wohl kaum zu sagen brauche.

Weniger selbstverständlich aber sind andere Elemente, welche die Existenz des »Johannes Müller« für das Leben der Zool. Station bot. Einmal gaben die zahlreichen Excursionen des Schiffes die beste und gründlichste Gelegenheit zur Erholung theils der dauernd

Digitized by Google

Angestellten, theils der angestrengt arbeitenden fremden Forscher — eine Erholung, welche das Klima Neapels häufiger nöthig macht, als das nördlicher gelegener Küsten. Ob das Schiff mit oder ohne Passagiere nach Capri oder Ischia fuhr, um dort zu fischen, war für das Flotten-Conto der Station völlig gleichgültig: es wurden in beiden Fällen gleichviel, oder richtiger gesagt, gleich wenig Kohlen verbrannt; aber ein Tag in der frischen reinen Seeluft zugebracht, hatte — selbst bei den für Manche nicht immer zu vermeidenden Anfällen von Seekrankheit — die allergünstigsten Folgen für die geistige Leistungskraft der an und in der Station thätigen Menschen — und das ist ja wohl nichts Kleines. Mitunter habe ich freilich lesen können, dass durch die Fernhaltung der Zoologen vom selbstthätigen Dretschen die Zool. Station in Neapel nachtheilig auf die Ausbildung derselben wirke (wobei es mir freilich zweifelhaft geblieben ist, ob die bekannten sauern Trauben bei der Fällung dieses Urtheils die Hauptrolle spielten, oder ob die Tendenz der Station, die cerebrale Arbeit so frei wie möglich von allem manuellen Beiwerk zu machen, übersehen wurde); es liegt aber auf der Hand, dass die Herren, welche bei diesen Excursionen an Bord waren, genug Gelegenheit hatten, all die Manipulationen zu lernen, welche dabei wesentlich sind. Kam ja Einer mit dem Wunsch, die Dretsche mit eignen Händen aufzuholen, so war das immer zu ermöglichen, da alle Tage die Ruderboote der Station, wenn es der Zustand des Meeres erlaubt, in Bewegung sind. Es hat aber, so viel ich weiß, Niemand dies Bedürfnis empfunden, wie es denn auch im Allgemeinen nicht mehr Gebrauch ist, in den Postwagen zu steigen, wenn man rascher, bequemer und billiger mit der Eisenbahn fahren kann. Die Fable convenue von dem bildenden Einfluss der eignen Dretsch-Arbeit ist eben für die große Mehrzahl der heutigen Biologen eine Fabel.

Aber eine weitere, und höchst bedeutsame Leistung des »Johannes Müller« ist die Propaganda gewesen — und ist sie noch heute —, welche an Bord desselben für die gesammten Ziele der Zoolog. Station gemacht werden konnte. Der »Johannes Müller« hat sehr häufig die Ehre gehabt, unter seinen Passagieren Fürsten, Minister, Diplomaten, Parlamentsmitglieder und einflussreichste Männer aller Art zu sehen, und leicht begreiflich ist es, wie auf solchen Fahrten Ziele und Arbeiten der Zool. Station in so ausführlicher Weise dargelegt werden konnten, dass lebendige Sympathie erregt und günstigste Dispositionen zur Hilfe und Mitwirkung gewonnen wurden. Wer Erfahrung genug von dem Gange menschlicher Dinge besitzt, wird

Digitized by Google

ermessen können, welcher Antheil an dem Gedeihen und der raschen Entwicklung der Zool. Station dem »Johannes Müller« dabei zufiel.

Waren somit die Warnungen, von der Erwerbung des »Johannes Müller« Abstand zu nehmen, nicht gerechtfertigt, so sollten andere doch in ihr Recht eintreten, als der Plan entstand und mit Anfangs vielversprechendem Erfolge zur Ausführung gelangte, die oceanische schwimmende Station zu schaffen. Ich kann aber der Wahrheit gemäß versichern, dass der Plan einer solchen schwimmenden Station nicht eine plötzlich aufflackernde Idee war, sondern schon Jahre vor dem Versuch der Ausführung concipirt und in einem an Se. Kaiserl. Hoheit, den damaligen Kronprinzen gerichteten, aber nicht abgesandten Promemoria in seinen Einzelheiten ausgearbeitet war. Den Gedanken fasste ich während eines Sommer-Aufenthalts auf der Insel Ischia im Jahre 1879 und schrieb auch dort das Promemoria, welches erst im Jahre 1884 bei einem Gespräche mit dem damaligen Minister v. Gossler erwähnt, von diesem bei allen neuen wissenschaftlichen Plänen so überaus hilfreichen Manne sehr beifällig aufgenommen und dann in der That Sr. Kaiserl. Hoheit dem Kronprinzen überreicht ward. Die Mittheilung des Promemoria an Herrn v. Gossler geschah meinerseits nicht in der directen Absicht, den ganzen Plan zur Ausführung zu bringen; ich beabsichtigte damals vielmehr nur, ein mittleres Stadium zu verwirklichen: ein Schiff zu bauen, welches zwischen Neapel, Sardinien und Sicilien mit größeren Aufgaben, als es der »Johannes Müller« erlaubte, betraut werden und biologische und thalassographische Vorarbeiten unternehmen sollte. Bei der Discussion dieser Absicht kam mein Promemoria zum Vorschein — und erst der lebhafte Antheil, welchen Minister v. Gossler bezeigte, und die gnädige Aufnahme, welche es bei dem Kronprinzen fand, steigerte plötzlich meine Unternehmungslust über das so lange sorgfältig festgehaltene Niveau hinaus derart, dass ich mich sofort an die Ausführung des größeren Planes gab.

Wie es anfänglich gelang, die Theilnahme der Nation für diesen Plan zu gewinnen, will ich hier nicht von Neuem darlegen, auch will ich keinen Augenblick verschweigen, dass die Ausführung des ganzen Planes nicht an sich unmöglich war; ganz im Gegentheil: ich halte ihn auch heute noch für durchaus praktisch und verwirklichbar. Nur das hatte ich nicht mit voller Klarheit erwogen, wie bedingt meine eigne Existenz allmählich geworden war, und wie unbedingt und ausschließlich ich mich wenigstens für zwei volle Jahre der Ausführung des Planes der schwimmenden Station hätte überlassen

Digitized by Google

müssen, um ihn in die Wirklichkeit überzuführen. Weder die Beschaffung der erforderlichen Geldmittel, noch auch der Bau des Schiffes selbst hätten wirkliche Hindernisse geboten. Beides war so weit gefördert, dass weitere sechs Monate ausgereicht haben würden, das Schiff in den Golf von Neapel abzuliefern, wo es von der italienischen Marine nach contractmäßig festzustellenden Normen übernommen, bemannt und Alles für die Navigation besorgt worden wäre, während mir die wissenschaftliche Führung zufiel. Es war einerseits der Conflict zwischen dem Forscher und dem Familienvater, der diese Pläne schließlich vernichtete, andererseits die weiteren, in Neapel an der Zoolog. Station zu lösenden Aufgaben, welche an meine Thatkraft und vor Allem an meine Anwesenheit in Neapel solche Anforderungen stellten, dass ich den Plan der Oceanischen schwimmenden Station auf spätere Jahre zu vertagen mich entschloss.

Um so eifriger nahm ich die andre Aufgabe in die Hand: den Bau des zweiten Gebäudes der Zool. Station und die Umgestaltung des ersten nach den durch mehr als 10jährige Praxis gewonnenen Erfahrungen.

Die Aufgabe, welche vor mir stand, betraf nicht nur die Schaffung ausreichender Räumlichkeiten für die zu gründende physiologische Abtheilung der Zool. Station: es war eben so nothwendig geworden, mehrere der bestehenden Einrichtungen wesentlich zu erweitern und auch den dauernd angestellten Beamten größeren Spielraum sowohl für ihre Verwaltungs- als auch für ihre wissenschaftliche Thätigkeit zu geben. So bedurfte vor Allem der Conservator Lo Bianco sehr viel mehr Raum für seine stetig sich ausdehnende Arbeit; auch die gesammte Verwaltung der Fischerei und die Unterbringung aller dazu erforderlichen Geräthschaften, die Schaffung von Bassins zur Aufbewahrung lebender Seethiere für Zwecke der Conservirung, die Einrichtung eines Unterrichtszimmers für Marine-Offiziere und Marine-Ärzte, welche im Sammeln und Conserviren unterwiesen werden sollten, und ein größerer Raum für das kunstgerechte und rasche Aussuchen der Dretsch-Ergebnisse — Alles das musste von Grund aus neu hergerichtet werden. Jetzt ist für diese Seite der Stations-Thätigkeit das ganze Erdgeschoss des neuen Gebäudes bestimmt, also mehr als der vierfache Raum, den sie früher im Besitz hatte.

Die dadurch frei gewordenen Localitäten des alten Gebäudes wurden, nach geeignetem Umbau, zu Vorrathsräumen für die Utensilien, Chemikalien etc. gemacht, welche auch ihrerseits so anwuchsen, dass in den alten engen Räumen kaum mehr Ordnung herrschte,

Digitized by Google

vor Allem aber nicht eine hinreichende Mannigfaltigkeit derselben vorräthig gehalten werden konnte. Wer jetzt beide Departements einer eingehenden Prüfung unterwirft, wird kaum etwas aussetzen, irgend einen ernstlichen Mangel mehr entdecken können. Der unter Prof. Eisig's Leitung stehende Dienst der Laboratorien ist zu einer solchen Vollkommenheit gelangt, dass Klagen, wie sie früher hin und wieder laut wurden, seit Jahren völlig verstummt sind, — wohl der beste Beweis, dass es gelungen ist, eine der Hauptleistungen der Zoolog. Station für die Dauer in ihre definitive Gestalt und dadurch zu einer Routine zu bringen, welche der weiteren Um- und Ausgestaltung entweder nicht mehr bedürfen oder sie sehr leicht machen wird.

Zu den wichtigen Vervollkommnungen des Laboratoriums-Dienstes gehört auch die in dem großen Saale der Station durchgeführte Umformung der darin befindlichen 12 »Tische« zu fast völlig von einander getrennten Verschlägen, in denen Jeder nicht nur von seinen Nachbarn fast ganz unbeobachtet schalten und walten kann, wie er will, sondern auch so beträchtlich mehr an benutzbarer Tischoberfläche und Regalen, Tischkasten und separaten Einrichtungen zur Verfügung hat, wie dies früher nicht bestanden und den Wunsch nach eigenem Zimmer lebhaft gestaltet hatte. Auch ist die Menge des Seewassers, welches zur Versorgung der Arbeits-Aquarien im großen Saale dient, nahezu verdoppelt worden, so dass ein Stillstand der vielen, oft an hundert betragenden kleinen Strömchen zur Lebendighaltung der in Becken und Gläsern isolirten Seethiere oder ihrer Eier und Larven nicht mehr vorkommt.

Auch die Bassins in allen Separatzimmern sind nach neuem Modell hergerichtet und verbessert worden; ich glaube kaum, dass ihnen in ihrer jetzigen Gestalt noch irgend ein merkbarer Mangel anhaftet.

Eine gleiche Vervollkommnung hat die Aufstellung und Verwaltung der Bibliothek erfahren. Der Bibliothekar Dr. Schiemenz hatte früher seinen Arbeitsplatz in dem großen Laboratorium, also verhältnismäßig weit entfernt von der Bibliothek; jetzt ist ihm das Zimmer neben der Bibliothek eingeräumt, welches durch ein kleines Fenster mit letzterer communicirt. Dies Zimmer ist mit dazu eigens construirten Schränken ausgestattet, in welchen die nicht gebundenen Bücher, Hefte und Separata, sorgfältig numerirt und catalogisirt, aufgehoben werden, so dass sie jeglicher Benutzung fast so leicht zugänglich sind, wie die gebundenen Bücher. Da es sich um Tausende solcher ungebundenen Schriften handelt, so wird man leicht

Digitized by Google

ermessen, was eine durch hinreichenden Platz gesicherte Ordnung für die Benutzbarkeit und für die Erhaltung dieser wichtigen Kategorie der Bibliothek sagen will. Auch jegliche Verhandlung mit dem Bibliothekar selber ist dadurch sehr erleichtert, und oft finden lange Conferenzen zwischen ihm und den die Bibliothek benutzenden Herren in diesem Zimmer statt, welche früher in der Bibliothek selbst zum Nachtheil der Verhandelnden ebenso wie der übrigen in ihr anwesenden Herren statt hatten. Der durch die Überführung aller ungebundenen Schriften in das Bibliothekarzimmer gewonnene Raum ist der Aufstellung der in rapider Weise anwachsenden Zahl gebundener Werke zu gut gekommen, für deren Ankauf, je nach Bedürfnis, die Zool. Station fast alljährlich sich steigernde Summen verwendet.

Trotz des Besitzes einer so großen und für die unmittelbare Arbeit berechneten Bibliothek hat die Zool. Station schon seit Jahren Abmachungen mit einem der bedeutendsten Antiquare getroffen, um auch leihweise Bücher zu beschaffen, welche vorübergehend consultirt werden sollen. Es lässt sich dadurch fast jedes litterarische Bedürfnis befriedigen, und somit ist auch von dieser Seite die Verwaltung der Zoolog. Station zu einem Punkte gediehen, der schwerlich noch überschritten werden kann.

Die bedeutendste Umgestaltung erfuhr aber das ganze Institut durch den Umbau des obersten Stockes des alten Gebäudes. Diese Räumlichkeiten waren anfänglich nach Plan und Einrichtung nur in geringem Maßstabe zu wissenschaftlichen Arbeiten bestimmt, dienten vielmehr als Vorrathsräume, waren desshalb auch kaum so beleuchtet, dass man in ihnen hätte arbeiten können. Sie lagen nach der östlichen und westlichen Front des ursprünglichen Gebäudes, während der mittlere südliche Raum ungetheilt der Bibliothek, der nördliche dem großen Laboratorium eingeräumt war, welche beide eine Höhe von 8 m besitzen.

Durch die Dislocirung aller in jenen oberen Räumlichkeiten untergebrachten Dinge theils in das neue Gebäude, theils in andere, dazu eingerichtete Verschläge auf der Westloggia des alten Hauses wurde eine Bodenfläche von reichlich 300 qm zur Einrichtung des physiologischen Laboratoriums gewonnen. Die Entfernung des ehemaligen massiven horizontalen Doppeldaches und sein Ersatz durch leichtere, aber höher aufragende schräge Dächer mit nahezu vertical stehenden Oberlichtern erlaubten es, diese neuen Räume eben so hoch und luftig wie hell und — da die Oberlichter größtentheils

Digitized by Google

gegen Norden gerichtet sind — auch kühl herzustellen, die Räume selbst aber so zu gliedern, dass auf der östlichen Seite das chemisch-physiologische, auf der westlichen das physikalisch-physiologische Laboratorium Platz fanden.

Die Einrichtung der chemischen Abtheilung begann Dr. v. SCHROEDER aus Straßburg, jetzt Professor der Pharmacologie in Heidelberg. Da aber das Klima diesem Gelehrten einen längeren Aufenthalt in Neapel unmöglich machte, so übernahm Dr. E. HERTER aus Berlin die Fertigstellung und die Leitung derselben bis zum April des laufenden Jahres. Die Beschreibung der Einrichtung und Ausstattung des chemisch-physiologischen Laboratoriums aus der Feder Dr. HERTER's lasse ich jetzt folgen.

Das chemische Laboratorium der Zoologischen Station zu Neapel

von

Erwin Herter.

Es ist noch wenig bekannt, dass die Zoologische Station zu Neapel nicht nur für anatomisch-zoologische Arbeiten, sondern auch für physiologische und chemische Untersuchungen reichliche Gelegenheit bietet. Daher erscheint es zweckmäßig, eine Beschreibung der für letztere Zwecke zur Verfügung stehenden Arbeitsräume und Hilfsmittel zur Kenntnis der Interessenten zu bringen. Das in den folgenden Zeilen zu besprechende physiologisch-chemische Laboratorium der Station ist seit mehr als zwei Jahren in seiner jetzigen Einrichtung vollendet. Seine Räume liegen in dem zweiten und dritten (obersten) Stockwerk des älteren Stationsgebäudes. In dem zweiten Stockwerk befindet sich der große Arbeitsraum mit dem Waagen-Verschlag, das Thierzimmer, das Zimmer für das Digestorium und dasjenige des Laboratoriumvorstehers. Zu diesen Räumen führen drei Treppen, von denen die eine vom Lichthof des Gebäudes ausgeht und unter anderem eine directe Verbindung mit der allgemeinen Bibliothek vermittelt; die zweite kommt aus dem großen zoologischen Saal; eine hier mündende Galerie dient zur Verbindung mit dem physikalisch-physiologischen Laboratorium. Die dritte Treppe geht nach unten zum Hauptportal des Gebäudes und nach oben zu den Räumen im dritten Stockwerk, nämlich dem Schwefelwasserstoffzimmer, dem Vorrathsraum und dem optischen Zimmer. Das Gaszimmer wird vom Raum für das Digestorium aus mit einer besonderen Treppe erreicht. Das flache Dach des Hauses endlich findet ebenfalls für Laboratoriums-

Digitized by Google

zwecke, z. B. Operiren mit giftigen Gasen, Trocknen an der Luft, etc., Verwendung. Alle Räume außer dem Vorrathssraum sind mit Gas- und Wasserleitung versehen; das Thierzimmer besitzt außerdem noch eine Leitung für Seewasser.

Der große Arbeitsraum wird hauptsächlich durch Oberlicht, das von Norden einfällt, beleuchtet und enthält außer dem Verschlage für die Waagen (s. unten) vier chemische Arbeitstische mit Schränken und Repositorien für Reagentien. Jeder Tisch bietet bequem Platz für einen Laboranten. An der Südwand befindet sich eine Wasserstrahlpumpe von MÜNCKE zum Auspumpen von Trockenapparaten und zum Betrieb eines Gasgebläses; für letzteres ist aber auch der Blasebalg vorhanden. Ein langer Tisch an der Ostwand trägt Filtrirgestelle, Wasserbäder, Thermostaten, Destillationsapparate etc. Die sämmtlichen Arbeitstische (und das Digestorium im Nebenraum) erhalten Wasser einerseits mit sehr hohem Druck direct aus der städtischen Leitung, andererseits mit geringem, gleichmäßigem Druck aus einem Reservoir, das hauptsächlich zur Speisung der Wasserbäder mit constantem Niveau dient. Der Raum enthält ferner unter Anderem einen Gasofen von FLETCHER & Comp. zur schnellen Erwärmung größerer Wassermengen. — Der Waagen-Verschlag, aus Holz und Glas, ist durch eine mit Kautschuk gedichtete Thür vom Arbeitsraum aus zugänglich. Er ist mit einer regulirbaren Ventilationsvorrichtung versehen, welche die Luft von außen bezieht. Neben einer guten gröberen Waage stehen in ihm zwei feine chemische Waagen von SARTORIUS, welche bis zu 100 respective 500 g Belastung vertragen; die eine ist ein Geschenk der Berliner Akademie der Wissenschaften.

Das Thierzimmer mit Seitenlicht von Norden und Osten dient sowohl zum Halten und Beobachten als auch zum Operiren der Thiere. Für ersteren Zweck sind vier Bassins mit Zu- und Abflussleitungen vorhanden, welche mit See- oder Süßwasser gespeist werden können. Die Operationen an Fischen werden auf einem Tisch mit niedrigem Rand und Wasserablauf vorgenommen, während man ihnen durch einen Kautschukschlauch Wasser in den Mund leitet und so die Respiration unterhält.

Das Zimmer neben dem großen Arbeitsraum ist gleichfalls mit Oberlicht versehen. Es enthält ein dreitheiliges Digestorium mit Abzügen für Dämpfe sowie mit Gas- und Wasserleitung. Eine Abtheilung dient für die Elementaranalysen, die beiden anderen zum Abdampfen, Destilliren etc.; letztere haben Einsätze von Zink mit

Digitized by Google

Röhren zum Ablauf überfließenden Wassers. Dieser Raum, welcher auch zum Aufenthalt des Laboratoriumdieners bestimmt ist, enthält ferner ein Gestell zum Waschen und Trocknen der Glas- und Porzellangefäße. Ein Schiebefenster stellt eine Communication mit dem großen Arbeitsraum her.

In dem Zimmer des Vorstehers ist auch die specielle physiologisch-chemische Bibliothek untergebracht. Diese ist noch klein, enthält aber die nothwendigen Lehrbücher und besonders die zum praktischen Arbeiten erforderlichen Handbücher, ferner die vollständigen Serien vom Jahresbericht über die Fortschritte der Thierchemie und von der Zeitschrift für physiologische Chemie, bei deren Anschaffung die Herren Verleger einen erheblichen Rabatt gewährt haben. Einen werthvollen Theil der Bibliothek bildet eine von Herrn Professor Alexander Schmidt geschenkte Sammlung der unter ihm gearbeiteten Dorpater Dissertationen. Es finden sich ferner in der allgemeinen Bibliothek der Zool. Station (im ersten Stock) eine Anzahl physiologischer Werke, darunter die wichtigsten periodischen Publikationen, wie: Archiv für Anatomie und Physiologie, Archiv für die gesammte Physiologie, Zeitschrift für Biologie, Skandinavisches Archiv für Physiologie, Centralblatt für Physiologie, Archives de physiologie normale et pathologique, Journal de l'anatomie et de la physiologie, Comptes rendus de la société de biologie, Archives de biologie, Archives italiennes de biologie, Journal of physiology, Journal of anatomy and physiology etc., auch sind viele physiologisch-chemische Arbeiten zerstreut in den ziemlich vollständig vorhandenen Schriften von Akademien und gelehrten Gesellschaften.

Im dritten Stock liegt dicht an der Treppe das Schwefelwasserstoffzimmer mit einem zweitheiligen Digestorium und einem Arbeitstisch. Der Boden des Digestoriums ist säurefest aus Schiefer und Cement construirt und hat einen Abfluss.

Gegenüber diesem Zimmer verläuft ein Corridor, aus dem man direct in die Vorrathskammer und durch einen dunkeln Vorraum in das optische Zimmer gelangt. Dieses hat zwei lichtdicht verschließbare Fenster: das nach Westen trägt feste farblose Glasscheiben und außerdem zwei Schieber mit einer rothen und einer gelben Scheibe für photographische Zwecke; der metallische Schieber vor dem Südfenster hat einen stellbaren Spalt zum Einlass der durch einen Heliostat nach Spencer reflectirten Sonnenstrahlen. Durch mehrfach gebogene eiserne Röhren wird das Zimmer ventilirt, ohne dass Licht eindringt.

Digitized by Google

In dem Gaszimmer, welches von Norden erhellt wird und doppelte Fenster und Thüren hat, herrscht eine sehr constante Temperatur. Der Fußboden ist zur Vermeidung von Verlusten an Quecksilber aus großen Marmorplatten hergestellt. Es sind die Apparate vorhanden, welche Bunsen's Methode für die Analyse der Gase erfordert, Wasserstoff- und Knallgas-Entwicklungsapparat, Funkeninductor, Kathetometer, Messgefäße etc., ferner eine Anzahl Pipetten und Buretten für Hempel's technische Methode der Gasanalyse sowie ein von Herrn Professor Hoppe-Seyler geschenkter Apparat zum Auskochen und Sammeln der Gase des Wassers.

An Hilfsmitteln für chemische Arbeiten, welche oben nicht genannt sind, wären noch aufzuführen ein Halbschatten-Polarisationsapparat nach Laurent mit Landolt'scher Gas-Natriumlampe, Spektroskope, Colorimeter, Hüfner's Apparat zur Bestimmung des Harnstoffs; dass auch die gebräuchlichen chemischen Utensilien vorhanden sind, bedarf nicht der Erwähnung. Für die gewöhnlichen physiologisch-chemischen Arbeiten ist das Laboratorium genügend ausgestattet; sollten die Apparate für specielle Untersuchungen nicht ausreichen, so ist die Direction gern bereit, dieselben nach Bedarf und nach Maßgabe der dafür vorhandenen Mittel zu ergänzen.

So weit die Beschreibung der chemischen Abtheilung. Die physikalisch-physiologische Abtheilung ward baulich im Jahre 1890 hergestellt, ihre Einrichtung konnte aber erst im Jahre 1892 begonnen werden, als es gelang, Herrn Dr. Schoenlein, Professor der Physiologie an der Universität von Santiago in Chile, für die Leitung derselben zu gewinnen.

Der genannte Herr berichtet über seine bisherige Thätigkeit folgendermaßen:

Das physiologische Laboratorium der Zoologischen Station zu Neapel

von

Karl Schoenlein.

Die zur Verfügung stehenden Räume liegen im Oberstock des alten Hauses auf der Westseite, vom Westeingang des Hauses direct zugänglich, ohne dass erst andere Zimmer passirt werden müssen. Es sind im Ganzen sechs Zimmer: drei kleinere, etwa gleich lang und breit, von 10 bis 12 qm Bodenfläche, und drei größere langgestreckte von 70 bis 55 qm Bodenfläche. Von diesen befinden sich

Digitized by Google

die Zimmer Nr. 1, 2 u. 3 (s. den Grundriss auf Taf. 41) auf nahezu gleicher Höhe, während Nr. 4, 5 u. 6 circa $2^1/_2$ m höher liegen; Nr. 4 ist mit Nr. 1 durch eine leicht gezimmerte Treppe verbunden, zu Nr. 2 u. 3 gehen durch die an den Enden des Zimmers liegenden Eingänge einige Stufen circa 40 cm herunter, Nr. 5 u. 6 haben einen eigenen Eingang von der Treppe aus. In Nr. 3 ist noch eine Dunkelkammer eingebaut; über ihm befinden sich die Hochreservoirs für das Seewasser, welche von Nr. 5 aus zugänglich sind. Nr. 4 läuft parallel der dem Meer zugekehrten Seite des Hauses und stellt durch das anschließende Gaszimmer der chemischen Abtheilung eine Verbindung mit der letzteren dar, wenn man die hölzerne kleine Treppe zu dem Raum für das Digestorium hinunter steigt[1]. Eine zweite Verbindung führt durch eine in die Wand des großen zoologischen Laboratoriums eingebaute Galerie in den großen Arbeitsraum der chemischen Abtheilung hinüber. Nr. 2 u. 3 sind Eckzimmer, Nr. 6, über Nr. 2 gelegen, dessgleichen Nr. 1 u. 5 laufen parallel den Schmalseiten des Hauses nahezu von Norden nach Süden.

Die Zoologische Station hat bisher wesentlich morphologischen Untersuchungen gedient und erst in den letzten Jahren auch das experimentelle Gebiet in ihren Arbeitsbereich hineingezogen. Wenn sich nun auch mit jenen und mit den meisten bei chemischen Untersuchungen nöthigen Operationen die Gegenwart anderer mit anderen Versuchen beschäftigter Personen oder zeitweilig unbeschäftigter Zuschauer verträgt, so ist das für eine größere Reihe von Arbeiten aus denjenigen Capiteln der Physiologie weniger angenehm, welche sich mit der Beobachtung an überlebenden Organen befassen.

Bei Versuchen an überlebenden ausgeschnittenen Nerven und Muskeln, an der abgetrennten Netzhaut und an künstlich durchbluteten Organen gehört die Ökonomie der Zeit zu den wesentlichsten Bedingungen eines das hergestellte Präparat möglichst ausnutzenden Arbeitens. Den überlebenden Organen ist nur eine bestimmte, im Allgemeinen kurze Überlebenszeit gegönnt; sie verlangen desswegen eine sehr concentrirte Beobachtung, und der begonnene Versuch duldet keine Unterbrechung. Bei den gewöhnlichen physiologischen Hausthieren ist nun zwar der Verlust eines Experimentes kein allzu großes Übel; wenn jedoch Versuche an weniger leicht und immer nur in einzelnen Exemplaren zu erhaltenden Thieren in Frage

[1] Im Grundriss weggelassen.

Digitized by Google

stehen, so wird das Missglücken oder die Unterbrechung des Versuches sehr empfindlich.

Nach dieser Richtung hin wären viele kleinere isolirte Räume erwünschter gewesen, als ein großer Arbeitssaal. Es musste indessen mit den vorhandenen Räumen gerechnet werden, und die Anordnung solcher Specialzimmer wird Sorge späterer Überlegungen sein müssen, vor der Hand war sie jedenfalls nicht möglich. Es wurde daher von den vorhandenen Zimmern nur ein einziges für bestimmte Versuche reservirt, und zwar für solche, bei denen der Experimentator sich des Galvanometers, gleichviel zu welchen Zwecken, bedienen muss.

Hierfür wäre eines der beiden kleinen Zimmer Nr. 2 oder 3 vielleicht das zweckmäßigste gewesen, doch wäre in ihnen die Bewegung etwas zu beengt gewesen, wenn außer dem für solche Versuche zumeist recht großen Tisch noch für die Boussole und die Regale zum Abstellen der vielen gleichfalls nöthigen Kleinigkeiten hätte Platz geschafft werden müssen. Außerdem verlangen Galvonometerversuche besonders trockene Zimmer, welche aus leicht begreiflichen Gründen in der zoologischen Station seltener sind als anderswo. Das am wenigsten von Seewasser so zu sagen inficirte Zimmer war Nr. 5; es war zugleich trotz der an seiner Südseite anliegenden großen Bassins thatsächlich das trockenste von allen, was sich an Sciroccotagen schon mit dem bloßen Auge feststellen ließ, da dann die charakteristischen Feuchtigkeitsflecke auf dem Fußboden dort ganz fehlten. Es wurde also zum Boussolzimmer bestimmt.

In das andere kleine und ganz trockene Zimmer Nr. 6 wurden das Handwerkszeug und die Utensilien einer mechanischen Präcisionswerkstätte untergebracht. Letztere, in den meisten physiologischen Instituten ebenso unentbehrlich geworden, wie bereits in den physikalischen, dürfte sich hier vielleicht noch viel nützlicher erweisen als anderswo, denn Neapel besitzt wenige geschulte Mechaniker.

Auf einem bis jetzt noch so unbearbeitet liegenden Gebiete, wie es die Physiologie der Wasserthiere ist, wird es ebenso unmöglich sein, im Voraus etwas über die Bedürfnisse des Untersuchers zu wissen, wie die Richtung vorauszusagen, welche die Untersuchungen einschlagen können. Ich habe mich daher über viele der nachfolgend mitzutheilenden Dinge aufs Gerathewohl entschließen müssen.

Die physiologischen Versuche theilen sich — die specielle Physiologie des Menschen ist hier natürlich ganz ausgeschlossen — in ihren Verfahrungsweisen zunächst in zwei große Gruppen, je nachdem

Digitized by Google

das Untersuchungsobject nach geschehenem Eingriffe weiter leben soll oder nicht.

Für den ersten Fall sind größere Bassins zur Erhaltung und Pflege der Thiere, vor Allem auch zur bequemen Beobachtung erforderlich; für letztere müssen sie auch von allen Seiten und womöglich auch von oben bequem zugänglich sein, damit man dem operirten, freigelassenen Thier auch im Wasser mit den Beobachtungsmitteln bequem beikommen kann. Bei den in Frage kommenden Operationen sind Narcotisirungsmittel, für die Fische auch künstliche Athmung durch Zufuhr frischen Wassers nöthig; das Instrumentarium ist Messer, Schere und Nadel, in allen anderen Fällen braucht man irgendwelche Hilfsapparate, vor Allem das gesammte Rüstzeug der Reiz- und Registrirtechnik, und dem entsprechend große Tische.

Ich habe zunächst vorausgesetzt, dass für den zweiten Fall jeder Stationsbesucher an einem kleinen Bassin genug hat, in welchem er nur die für den betreffenden Tag zum Versuch bestimmten Thiere unterbringt, während etwaiger Vorrath in den großen Bassins des Hauses, respective im Aquarium selbst untergebracht ist, und habe als Typus einer complicirteren Versuchsanordnung eine Arbeit etwa über Electrotonus an Wirbellosen oder einen Blutdruckversuch an Fischen angenommen. Für diesen Fall reicht ein Tisch von 1,50 $\times$ 0,90 m aus, denn auf ihm haben eine Batterie von 10 bis 12 Daniels, ein Myographion, Rheochord, Inductionsapparat, Schlüssel, Wippen und Versuchsthier bei richtiger Aufstellung Platz genug. Dazu käme dann noch ein Regal von 1 m Breite mit 5—6 Gefach zum Abstellen der nicht unmittelbar benutzten und der vom Experimentator selbst mitgebrachten Requisiten. Dann lassen sich in dem großen Raum Nr. 1 fünf Tische nebst Bassins, Regalen, Wasser- und Gasleitungen, einigen weiteren Vorrathsregalen und Schränkchen so aufstellen, wie dies der Grundriss und die Durchschnittszeichnung (Taf. 41) angeben.

An der Ostwand des Zimmers sind die Bassins und Regale angeordnet, zwischen ihnen Gas- und Wasserleitungen. Die Tische stehen neben ihnen, parallel zu den Schmalseiten des Zimmers. Mit Rücksicht auf die später zu erwähnenden Beleuchtungsverhältnisse ist angenommen worden, dass der Experimentator mit dem Gesicht nach Norden sitzt, so dass er Bassins und Repositorien zu seiner Rechten hat.

Die Vorrathsbassins stehen zu zwei über einander, das obere kleinere hat Glaswände, misst 1,0 $\times$ 0,42 $\times$ 0,34 m und hat etwa

Digitized by Google

27 cm Wasserstand, das untere von $1{,}20 \times 0{,}64 \times 0{,}32$ m hat 25 cm Wasserstand und besteht aus einem mit Blei ausgesetzten Holzkasten. Von diesen Doppelbassins sind 1 und 2, 4 und 5 den entsprechend numerirten Tischen zugeordnet, während dem Tisch Nr. 3 ein auf den Fußboden gemauertes Bassin Nr. 3 von $2^1/_2 \times 0{,}65 \times 0{,}50$ m Lichtmaß mit 40 cm Wasserstand zugehört. Im Nothfall kann letzteres durch bewegliche Wände noch mehrfach getheilt werden. Das gemauerte Bassin steht sammt einem zweiten, über ihm befindlichen, ganz aus Glas und Eisen construirten Bassin Nr. 6 längs eines großen Fensters, welches in den Lichthof des Gebäudes sieht. Letzteres und das gleich zu erwähnende Bassin Nr. 7 sind zu Beobachtungszwecken reservirt. Es ist desshalb der Raum vor ihnen beiden freigelassen, um eventuell Tische mit Instrumenten dicht heranrücken zu können. Zugleich ist auf dem Boden derselben eine ihn ganz bedeckende Bleiplatte ausgelegt, welche ihrerseits durch einen aus dem Wasser reichenden Bleistreifen mit einer Klemmschraube verbunden ist. Sie soll als der eine Pol der secundären Spirale eines Inductionsapparates dienen, während der andere, bis auf seine Spitze isolirt, im Wasser in die Nähe des zu reizenden Thieres gebracht wird. Bei passender Elementenzahl[1] und Apparatengröße erlangen in der Nähe der zweiten Elektrode die Inductionsströme genügende Dichtigkeit, um schon auf 2 cm Distanz erregend zu wirken. Die Methode wird ein bequemes Reizmittel für operirte Thiere abgeben; die Reactionsbewegungen sind sehr deutlich, nach dem Charakter der Thiere verschieden, theils Angriffs-, theils Abwehr-, theils Fluchtbewegungen[2].

Die Dimensionen des Fensterbassins Nr. 6 sind $2{,}10 \times 0{,}57 \times 0{,}56$ m, bei 40 cm Wasserstand. Die Oberkante des Bassins

[1] Etwa 4 BUNSEN'sche Tauchelemente, zur Kette geordnet, ein großer HIRSCHMANN'scher Inductionsapparat, über einander geschobene Rollen.

[2] Zugleich gestattet die Methode, die Schläge des *Torpedo* direct im Wasser aufzufangen und sowohl mit dem MAREY'schen Markirmagneten als auch mit dem Telephon zu registriren, sobald die große Bleiplatte das eine Ende der Leitung, eine zweite, bis auf die untere Fläche ganz isolirte Bleiplatte von etwa 15—20 qcm Oberfläche das andere Ende der Leitung darstellt, und die kleinere Platte dem Fisch genähert wird. Man erhält deutliche Geräusche im Telephon schon bei 15 cm Abstand vom Fische, die von freiwilligen Schlägen des Thieres herrühren, zu denen es sich nur durch die Annäherung der Platte veranlasst sieht. Bei 1 cm Abstand wird der Anker des Magneten durch den Schlag schwach angezogen, beim directen Auflegen auf das Organ wird er mit großer Gewalt angezogen, sobald der Fisch schlägt. *Torpedo marmorata* reagirt viel träger als *ocellata*, aber kräftiger.

Digitized by Google

steht 1,74 m über dem Fußboden, das eiserne Rahmenwerk der beiden Längsseiten ist durch zwei in die Oberkante eingelassene Bänder mit einander verbunden, damit der Druck der Wassermasse die Seitenwände nicht aus einander treibe.

Das Bassin wurde so vorgefunden. Die Höhe seiner oberen Ränder und die dasselbe überbrückenden Querbänder machen Manipulationen im Wasser an den Thieren unbequem, dagegen wird es sehr geeignet sein, Habitusphotographien aufzunehmen, da es genügend Licht hat[1].

Das Bassin Nr. 7, in gleicher Weise wie Nr. 6 mit Bleiplatte ausgerüstet, soll ebenfalls als Beobachtungsbassin dienen, und gestattet vermöge seiner Dimensionen Thieren mittlerer Größe eine relative Freiheit der Bewegung. Die Maße sind $2{,}0 \times 1{,}0 \times 0{,}55$ m, bei 40 cm Wasserstand, entsprechend einem Inhalt von 800 kg Wasser. Es steht auf drei kräftigen, aus 10 cm dicken Hölzern gerichteten und in einem Rahmwerk verspundeten Böcken; die Oberkante liegt bei 1,30 m Höhe, so dass man bequem überall in das Bassin hineinlangen und den darin schwimmenden Thieren mit den Untersuchungsmitteln beikommen kann. Für letzteren Zweck wurde jede über die Wasserfläche weggehende Verbindung der beiden Langseiten des Rahmens vermieden und dem Auseinanderweichen der Längswände des Bassins durch außen angesetzte Winkel und Streben entgegengearbeitet. Dieselben sind auf die T-Schienen aufgesetzt, welche die Bodenplatten des Bassins tragen und etwa 17 cm über die Seitenwände an den Längsseiten hervorragen.

Zimmer Nr. 1, 5 und 6 konnten keine seitlichen, nach der Straße gehenden Fenster erhalten, und so wurde Nr. 1 ausschließlich mit Oberlicht versehen, während Nr. 5 ein großes Oberlichtfenster und 3 seitlich hoch gelegene Fenster besitzt, welch letztere zwischen die Oberlichtconstructionen des Zimmers Nr. 1 eingeordnet sind und über das Dach weg freies Licht bis an den Horizont haben. Nr. 6 endlich hat

[1] Die Wände dieses Bassins waren nach jedesmaliger gründlicher Reinigung im Verlauf von 14 Tagen bis zur Undurchsichtigkeit mit Algen bewachsen, das beste Zeichen reichlicher Belichtung. Seitdem dem Abschaben der Bewachsung noch eine Wäsche mit verdünnter Salzsäure nachgeschickt wird, halten sich die Wände über 14 Tage rein, ehe eine neue, viel langsamere Bewachsung beginnt. Man bemerkt, dass die Salzsäure noch einen Niederschlag von der Scheibe wegnimmt, der durch das Scheuern mit Bürste und Seife nicht entfernt wird und offenbar die Keime der nachwachsenden Colonien enthält. Wenn diese weggenommen sind, muss erst eine offenbar viel langsamer geschehende Neubesiedelung erfolgen.

Digitized by Google

als Fenster eine Glaswand, welche das obere Drittel seiner längsten Wand ausmacht. Da es für die Werkstatt bestimmt ist, so bleiben nähere Belichtungsangaben für den Stationsbesucher ohne Interesse.

Zimmer Nr. 1 hat 4 nach Norden liegende schräg gestellte Oberlichtfenster von 1,15 × 4 m Ausmaß, welche 4 m über dem Zimmerboden beginnen und parallel den Schmalseiten des Zimmers verlaufen. Ich will dieselben mit Nr. 1—4 bezeichnen. Die Beleuchtungsverhältnisse sind dann folgende: Es fällt das Licht ein auf Tisch Nr. I mit einem Neigungswinkel von $53\frac{1}{2}^{\circ}$—45° aus Oberlicht 1, von 32°—$23\frac{1}{2}^{\circ}$ aus Oberlicht 2, von 21°—$15\frac{1}{2}^{\circ}$ aus Oberlicht 3 und von 14°—$11\frac{1}{2}^{\circ}$ aus Oberlicht 4. Auf Tisch Nr. II mit einem Neigungswinkel von $39\frac{1}{2}^{\circ}$—30° aus Oberlicht 2, von $24\frac{1}{2}^{\circ}$—18° aus Oberlicht 3 und von 17°—13° aus Oberlicht 4. Auf Tisch Nr. III mit einem Neigungswinkel von 50°—40° aus Oberlicht 2, von 29°—22° aus Oberlicht 3 und von 20°—15° aus Oberlicht 4.

Tisch Nr. IV und V erhalten wenig directes Licht. Da die Fenster alle frei gegen den Himmel ausgehen und die Wände hell gestrichen sind, so resultirt für alle Theile des Zimmers ausreichende Beleichtung, welche auch an schwierigen Objecten zu operiren gestatten würde. Die Winkel wurden mittels eines kleinen auf den Theil des Tisches gestellten Theodoliten gemessen, wo der Beobachter zunächst mit der Arbeit am Thier zu thun haben wird. Die Achse des Verticalkreises stand etwa 20 cm über der Tischplatte, die Winkel fallen also etwas zu groß aus.

Die Tischmaße sind: Höhe 75 cm, die Platte 0,90 × 1,50 m. Sie ist 3 cm dick und steht, wie in den physiologischen Laboratorien überall gebräuchlich ist, an allen Seiten 10 cm über. Die Füße und die Zargen sind kräftig gehalten, Alles ist aus Pitchpineholz gemacht, naturfarben belassen und mit Leinöl gebeizt.

Die Repositorien sind aus Fichtenholz, je 1 m breit, die untersten unverstellbaren drei Gefach sind 40 cm tief, die oberen drei oder vier auf Zahnleisten verstellbaren Fächer 26 cm tief, das Holz ist braun gebeizt und geölt.

Süßwasser, Seewasser, Gas ist möglichst nahe an die Tische herangeführt; jedem Tisch stehen zwei Gashähne zu Gebote; über jedem Ausguss befindet sich außer dem gewöhnlichen Hahn für die Süßwasserleitung noch ein anderer seitlich mit Schlauchstutzen.

Das Seewasser zur künstlichen Athmung wird mit Heber dem nächstgelegenen Bassin entnommen; für den Ablauf sind entsprechende Ausgüsse vorgesehen.

Digitized by Google

Über die Erleuchtung des zu galvanometrischen Arbeiten reservirten Zimmers Nr. 5 ist das Wesentliche schon früher bemerkt worden. Die Boussole ist auf Holzconsol in der nordöstlichen Ecke des Zimmers an der starken Mauer zwischen Zimmer 1 und 5 aufgestellt worden. Während der Dauer der Beobachtungen dürfen die Pumpen für das Seewasser nicht arbeiten, da die ganz periodisch wiederkehrenden Stöße der Pumpventile leichte Mitschwingungen der Mauer veranlassen, so dass die Scala schwankt. Im Übrigen versetzt weder Umhergehen in dem Zimmer selbst oder in den Nachbarzimmern, noch Thürzuschlagen oder Ähnliches den Spiegel in merkliche Schwankungen[1]. Das Tischformat ist $1{,}0 \times 1{,}65$ m bei 0,75 m Höhe. Tische und Regal sind doppelt vorgesehen für zwei gleichzeitig arbeitende Laboratoriumsgäste. Dieselben müssen dann mit den Arbeitsstunden wechseln, da die mehrfache Beschaffung eines so theuren Instrumentariums, wie einer Boussole nebst Hilfsapparaten, von der Station nicht wohl zu verlangen ist. Über die noch verbleibenden Zimmer ist zur Zeit noch nicht verfügt.

Bei der Auswahl des Instrumentariums wurde zunächst nur auf diejenigen Instrumente Rücksicht genommen, von denen vorauszusetzen war, dass sie unter allen Umständen benutzt werden würden, und die zugleich besonderer Abänderungen mit Rücksicht auf die Natur der Versuchsthiere nicht bedurften. Das große Heer von Apparaten, welches in den physiologischen Laboratorien der Universitäten zur Demonstration im Hörsal, für Versuche an Säugethieren, besondere Beobachtungen am Menschen und für die menschliche Sinnesphysiologie benutzt wird, fiel selbstverständlich aus, so dass zunächst nur das Instrumentarium für die Physiologie der irritablen Substanzen, insbesondere von Nerv und Muskel, des Kreislaufs und der Respiration in Frage kommen konnte. In den beiden letzten Disciplinen bedarf es aber sicher vieler abweichender oder neuer Constructionen, deren Erstellung eine der nächsten Aufgaben des Schreibers dieser Zeilen sein wird, so dass zunächst wesentlich die Apparate für das erstgenannte Versuchsgebiet übrig bleiben.

Es wurden angeschafft:

Ein Spectralapparat. Prisma 45 cm hoch, Spalt mit Vergleichs-

[1] Ich will im Übrigen bemerken, dass obwohl selten doch Tage vorkommen, an denen das Arbeiten unmöglich ist, weil aus bis jetzt unaufgeklärten Gründen die Nadel stark zittert. Es scheinen hier die vulkanische Natur des Bodens und zugleich atmosphärische Einflüsse mitzuspielen.

Digitized by Google

prisma, Scalenfernrohr, Beobachtungsfernrohr von 10maliger Vergrößerung (240 Mark). Schmidt & Haensch.

Ein Speetroskop à vision directe (36 Mark). Schmidt & Haensch.

Zwei Hämatinometer nach Hoppe-Seyler. Schmidt & Haensch.

Zwei Hämatinometer nach Hermann. Meyer in Zürich.

Ein Kymographion nach Balzer & Schmidt, mit Trommel zum Umlegen und selbstthätiger Trommelsenkung. Petzold in Leipzig[1].

Sechs Capillarelectrometer, zu dreien davon Stative mit Druckgefäßen, Auflagen für das Mikroskop etc. Heidelberger Modell. Desaga in Heidelberg.

Ein Galvanometer nach Hermann.

Zwei Inductionsapparate nach Du Bois-Reymond.

Sechs Du Bois'sche Schlüssel.

Zwei Paar Thonstiefelelectroden nach Du Bois-Reymond.

Ein Sauerwald'sches Rheochord. Plath in Potsdam.

Ein Widerstandskasten von 1—11000 Ohm. Hartmann & Braun.

Ein Ablesefernrohr mit Milchglasscala von 40 cm Länge, Scala am Stativ zu befestigen, Messingdreifuß, Oculartrieb, 27 mm Öffnung, 25 cm Brennweite. Hartmann & Braun in Bockenheim bei Frankfurt a/M.

Vier Flaschenelemente, Zink-Kohle, 30 cm hoch, dazu eine Zinktafel zum Ersatz der verbrauchten Zinkstücke, ausreichend für 120 Platten von 8 mm Dicke.

Vierzig Zinkkreuze, 14 cm hoch.

Fünfundzwanzig Kupfercylinder, 12 cm hoch, mit Klemmen.

Dreißig Thonzellen, 12 cm hoch.

Fünfundzwanzig Batteriegläser dazu. Desaga in Heidelberg.

Eine kleine Batterie von 12 Daniells, Kupfercylinder 8 cm hoch, Kupfercylinder und Zinkstab zusammengelöthet, nur als Kette zu gebrauchen. In Neapel angefertigt.

Zehn complete Universalstative von Desaga in Heidelberg.

Ein Fleischl'sches Hämometer.

Ein runder Compensator ist bestellt, aber noch nicht geliefert. Dazu kommen noch, als bereits in der Station vorhanden:

Zwei Inductionsapparate.

Eine Zink-Kohlebatterie für Chromsäure, von 4 Plattenpaaren, die Zinke 8×12 cm groß.

Ein kleineres Tauchelement.

[1] An letzterem hat es sich unterdess bereits als nothwendig erwiesen, die selbstthätige Trommelsenkung zu verlangsamen. Die oberen Zahnräder an der Senkung wurden desshalb so geändert, dass sie mit einander vertauscht werden können.

Digitized by Google

Ein Capillarelectrometer.
Zwei Pravaz'sche Spritzen.
Vorrath von Kupferdraht und Leitungsschnur.

Aus dem Besitz des Schreibers dieser Mittheilung stehen zur Verfügung:

Zwei myographische Stative, sehr kräftig gearbeitet, nebst folgendem Zubehör: starke und feine Schreibhebel, die Vergrößerung beliebig zu verändern, Last an der Rolle, direct oder als Überlastung zu benutzen, Einrichtung für Schleuderzuckungen, mit oder ohne gleichzeitige Benutzung des Spannungszeigers, Spannungszeiger nach Fick, modificirt vom Verfasser, Kästchen aus Hartgummi mit doppeltem Boden zur Kühlung der Nerven mit Eiswasser, zwei Electrodenpaare (zu Versuchen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung), feuchte Kammer, Muskelhalter vertical mit Schraube verstellbar, etc. etc.

Zwei Paar unpolarisirbare Electroden. Thonstiefel von Du Bois-Reymond.

Ein Heidenhain'scher Tetanomotor; der Hammer ist abzuschrauben, desgleichen der Ambos, letzterer durch einen Quecksilbernapf, ersterer durch eine Platinspitze zu ersetzen: Apparat zum uniformen Öffnen und Schließen des electrischen Stromes.

Vier Du Bois'sche Schlüssel, einer für drei Drahtpaare, Umschalter, Vorreiber, eine Anzahl Kugelgelenke, Quecksilbernäpfe etc. etc. Das Rheotom des Verfassers wurde demselben nach Santiago nachgeschickt, als er Chile bereits wieder verlassen hatte, und ist also leider verloren.

Die Werkstatt ist ziemlich complet eingerichtet; es dürfte außer einer Theilmaschine kaum etwas von den Utensilien einer mechanischen Präsicionswerkstatt fehlen. Die Schmiede liegt im Maschinenraum. Es sind vorhanden:

Hobelbank und Holzbearbeitungsinstrumente.

Eine Drehbank ganz von Eisen, 1,10 m Wangenlänge, 137 mm Spitzenhöhe, dazu Planscheibe, Achtschraubenfutter, Zweibackenfutter, zwei selbst centrirende amerikanische Dreibackenfutter, eines inwendig, das andere auswendig gestuft, Reitstock, Mitnehmer, 6 Paar verschiedene Körner, Handauflage für Holz und Metall, Kreuzsupport. Die Spindel ist durchbohrt, hat äußeres, inneres Spindelgewinde und Patroneneinrichtung, darunter je eine Patrone für das Tubusgewinde der Zeiss'schen und Seibert'schen Mikroskopobjective. Lieferant Fuchs & Kunath in Leipzig.

Digitized by Google

Dazu ein Vertikalfrässupport mit Parallelschraubstock und Einrichtung, um gewöhnliche oder conische Zahnräder zu schneiden. Lieferant Gebrüder Bergmann in Berlin. Mit Drehbank 1400 Mark.

An Werkzeug: Stirn- und Seitenfräser, Fräsen für die Cylinder zu Klemmschrauben und Kopfschrauben, Kreissäge für Metall und Holz, Schmirgelräder, Lochleeren, Spiralbohrer, Gewindeschneidkluppen nach Witworth und Millimetermaß (letzteres unvollständig) von $^1/_2$ Zoll bis 0,4 mm.

Ferner eine Uhrmacherdrehbank von der bekannten Firma Lorch, Schmidt & Comp. in Frankfurt am Main, ebenfalls complet.

Vorräthe von Façonschrauben, Messingstangen und -Rohr, von Ahornholz in Brettern von 10—5 mm, ebenso in dicken Stücken zum Drechseln, von Hartgummistäben, Messingblech etc.

Es wird sich somit ermöglichen, dem hier arbeitenden Experimentator mit Improvisation von Apparaten im ausgiebigsten Maße an die Hand zu gehen.

Die allgemeinen Laboratoriumsgeräthe finden sich, wie bekannt, immer in der Station vorräthig. Bezüglich einiger hier nicht angeführter Instrumente, wie eines Saccharimeter, der Apparate zur Gasanalyse etc. verweise ich auf die Beschreibung der chemischen Abtheilung (oben pag. 643). Es erübrigt noch, das Verzeichnis der Gifte, Narcotica und Alcaloide anzuführen, welche angeschafft wurden und für physiologische Zwecke vorräthig gehalten werden: Aconitin, Apomorphin, Atropin, Brucin, Cocain, Colchicin, Coniin, Curare, Daturin, Delphinin, Digitalin, Duboisin, Gelseminin, Hyoscyamin, Lobeliin, Morphium, Muscarin, Nicotin, Pelletierin, Physostigmin, Picrotoxin, Pilocarpin, Piperidin, Spartein, Strophantin, Thebain, Veratrin. — Methyl-, Äthyl-, Propyl-, Butyl-, Amyl- und Caprylalkohol. — Ferner Indigocarmin von Grübler.

So weit Herr Prof. Schoenlein; das »ne sutor ultra crepidam« beherzigend, füge ich nichts weiter hinzu, als die an alle Physiologen gerichtete Einladung, die Zoologische Station in ihrem Bestreben, das große Arbeitsfeld der marinen Organismen auch der physiologischen Forschung zu unterwerfen, unterstützen zu wollen.

Auch der physiologischen Botanik ist ein eigenes Laboratorium eingerichtet worden in dem großen Westsaal des Neuen Gebäudes. Dr. A. Hansen, jetzt Professor in Gießen, hatte die Güte, die Einrichtung desselben zu übernehmen. Er hat sich selbst hier-

Digitized by Google

über in der Botanischen Zeitung, 50. Jahrg. 1892, pag. 279 ff. ausgesprochen; ich bringe seinen Aufsatz (mit einigen kleinen Änderungen) hier zum Abdruck.

Bericht über die neuen botanischen Arbeitsräume in der Zoologischen Station zu Neapel

von

A. Hansen in Gießen.

Schon seit einer längeren Reihe von Jahren ist durch die Einrichtungen der Zoologischen Station auch den Botanikern Gelegenheit gegeben worden, Untersuchungen über Meeresalgen anzustellen. Eine Anzahl deutscher Botaniker hat diese Gelegenheit mit Freuden benutzt, und das Resultat ist eine Reihe wissenschaftlicher Publicationen von Werth gewesen. Abgesehen von der Nothwendigkeit der Aufgabe wurde das Studium der Flora des Golfs durch die gebotenen Hilfsmittel in erster Linie nahegelegt. Die Früchte dieser Arbeiten liegen vor in einer Anzahl von Monographien, welche einen Theil des großen Werkes über die Fauna und Flora des Golfs von Neapel bilden. Außerdem konnten aber namentlich mikroskopische Untersuchungen über Meeresalgen in vollkommenster Weise unternommen werden, da die vorhandenen Einrichtungen für derartige Arbeiten ganz besonders geeignet waren. Die Kenntnis der Meeresalgen, welche anatomisch und physiologisch so eigenthümliche Verhältnisse im Gegensatz zu allen anderen Pflanzen aufweisen, hat durch die in Neapel gegebenen Bedingungen immer mehr an Umfang gewonnen. Mit der Beobachtung der Befruchtungsvorgänge und den darauf gegründeten systematischen Untersuchungen sind jedoch die vorhandenen wissenschaftlichen Aufgaben nicht abgeschlossen. Die Meeresalgen liefern in mancher Beziehung besonders eigenartige und günstige Objecte für allgemeinere experimental-physiologische Untersuchungen, um zu einem ausführlicheren Studium in dieser Richtung aufzufordern. In den letzten Jahren sind experimental-physiologische Arbeiten hier ebenfalls in Angriff genommen worden, wobei sich jedoch der Wunsch nach vollkommeneren Hilfsmitteln für derartige Arbeiten regen musste. Ohne günstig gelegene Räume und entsprechende Einrichtungen sind experimentelle Arbeiten, wie bekannt, nur schwierig mit Erfolg zu unternehmen. Um so dankenswerther ist es, dass der Gründer und Leiter der Zoologischen Station jetzt auch diesen Wünschen der Botanik in einer Weise entgegenkommt, welche die

Digitized by Google

hohe Bedeutung der Station als wissenschaftliche Anstalt von Neuem erkennen lässt.

Von Herrn Professor Dohrn wurde ich ersucht, in einem noch zur Verfügung stehenden stattlichen Raume im neuen Gebäude der Zoologischen Station Arbeitsräume für botanische Arbeiten mit besonderer Berücksichtigung physiologischer Untersuchungen einzurichten. Nachdem diese Aufgabe beendet, erlaube ich mir, im Einverständnis mit Herrn Dohrn einen Bericht über die Einrichtung, die vorhandenen Utensilien und Apparate zur Kenntnis zu bringen.

Der gegebene hohe Saal, durch drei große Fenster erleuchtet, eignete sich für den zu erreichenden Zweck besonders gut wegen der günstigen Lichtverhältnisse, die eine Hauptbedingung für pflanzenphysiologische Arbeiten sind. Die Lage ist nach Westen, was mit Rücksicht auf die verschiedenen Jahreszeiten besonders für den Winter für die Arbeitenden von Werth ist. Genügende Ventilation ermöglicht jedoch, die Räume auch in den heißeren Monaten luftig zu erhalten. Durch Wände wurde der Saal in drei geräumige, in einer Front liegende Arbeitszimmer getheilt, von denen jedes an der Westseite durch eines der großen Fenster abgeschlossen wird. Sowohl für mikroskopische als experimentelle Arbeiten sind somit günstige und regulirbare Lichtverhältnisse vorhanden.

Alle drei Zimmer sind für mikroskopische Arbeiten eingerichtet, die ja auch bei experimentellen Untersuchungen stets nebenher gehen. Die Arbeitstische, mit Schubladen und Schrank versehen, sind mit günstigster Orientirung gegen das Licht aufgestellt.

Die Arbeitstische sind mit den nothwendigen Untensilien, Reagentien, Farbstofflösungen etc. für mikroskopische Arbeiten ausgerüstet. 50 Objectträger und Deckgläser sind darin einbegriffen. Mehrbedarf wird zu Einkaufspreisen geliefert. Auch Stöpselflaschen werden zum Conserviren an die Arbeitenden überlassen.

Mitzubringen sind: Mikroskope,
Mikrotome,
Schneidewerkzeuge.

Dagegen sind von Hilfsapparaten für die mikroskopische Untersuchung vorhanden:

1) Ein Polarisationsmikroskop von Zeiss.

2) Ein einfaches Mikrospectralocular von Zeiss.

3) Ein Engelmann'sches Mikrospectroskop.

NB. Auch für bacteriologische Untersuchungen sind die nöthigen Geräthschaften vorhanden.

Digitized by Google

Zu den übrigen Einrichtungen übergehend, sei zunächst erwähnt, dass die Arbeitsräume mit See- und Süßwasser sowie mit Gas versehen sind.

Für Seewasser befindet sich in den beiden seitlichen Zimmern je ein großes Bassin, welche, mit Ab- und Zufluss versehen, als Reservoirs und für Culturen in größerem Maßstabe dienen.

Die meisten Beobachtungen und Experimente mit Meeresalgen lassen sich natürlich nur in kleineren Culturgefäßen anstellen. Von solchen stehen daher in reichlicher Anzahl zur Verfügung:

1) Quadratische Bassins 32 qcm, 12 cm hoch; 2) schmale Bassins mit parallelen Wänden in verschiedenen Größen; 3) parallelwandige Culturgefäße (Cuvetten), welche auf Holzträger gesetzt werden; 4) höhere Glascylinder; 5) niedrige Glasschalen in jeder Größe mit Glasdeckeln.

Die Erfahrung hat ergeben, dass sehr viele Algen sich besser ohne zuströmendes Wasser in bedeckten Gefäßen erhalten lassen. Die kleinen Culturgefäße können aber nach Bedürfnis durch Schlauchleitungen mit den großen verbunden und so Ab- und Zufluss hergestellt werden.

Für die experimentellen Untersuchungen wurde in erster Linie auf die Möglichkeit, verschiedene Beleuchtungsverhältnisse herzustellen, Rücksicht genommen. Zu dem Ende sind feste (zitterfreie) Tische an allen Fenstern angebracht worden. Zum Aufstellen von Versuchspflanzen entfernter vom Fenster dienen transportable Tische.

Zur gänzlichen Verdunkelung von Versuchspflanzen sind Dunkelkammern von verschiedener Form und Größe vorhanden.

Zur Beleuchtung von unten dienen mit passenden Glasschalen montirte Dreifüße. Die mit Dunkelkammern bedeckten Culturen können mit Spiegeln von unten beleuchtet werden.

Zu Versuchen in farbigem Licht sind zwei SACHS'sche Glocken angeschafft worden. Außerdem sind zwei größere mit Cuvetten zum Einfüllen von Kaliumbichromat und Kupferoxydammoniak versehene Blechkästen eingerichtet, in welche größere Gefäße hineingestellt und beobachtet werden können.

Um auch die übrigen Culturbassins mit farbigen Mänteln umgeben zu können, mussten farbige Glasscheiben gewählt werden. Um nicht zu viel raumnehmende Apparate zu haben, sind zwei Holzkästen von verschiedener Form angefertigt, in welche sich Glasscheiben von beliebigen Farben einschieben lassen.

Die Fehlerquellen, welche sich aus der Schwierigkeit, spectro-

Digitized by Google

skopisch reine Glasmäntel herzustellen, ergeben, müssen einstweilen hingenommen werden, da Mäntel farbiger Flüssigkeiten von beliebiger Form kaum herzustellen sind. Ich erfreute mich bezüglich der Wahl von farbigen Glasscheiben der Zustimmung von Herrn Geh. Rath PFEFFER. Das Gebotene ist meiner Ansicht nach zunächst völlig ausreichend für Versuche in farbigem Licht, zumal noch das Mikrospectroskop von ENGELMANN hinzukommt.

Für Versuche über Heliotropismus können die oben erwähnten Blech- und Holzkästen nach Ausschaltung ihrer farbigen Mäntel dienen.

Ein noch fehlender heizbarer Objecttisch oder ein Wärmekasten soll noch besorgt werden.

Für gasometrische Untersuchungen über Athmung und Assimilation muss selbstredend jeder Experimentator seine Apparate seinen Zielen gemäß selbst zusammenstellen. Es wurde daher dafür gesorgt, dass die nöthigen Bestandtheile solcher Apparate vorhanden sind. Zur Verfügung stehen:

Ein KIPP'scher Apparat, Gasentbindungsflaschen, Chlorcalciumröhren verschiedener Form, Absorptionscylinder, Glashähne, Dreiwegehähne, PETTENKOFER'sche Röhren, Glasglocken mit Tuben und Stopfen, verschiedene Cylinder, Schläuche, Verschlussmittel, sowie das zur Bearbeitung und Herstellung der Apparate nöthige Handwerkszeug.

Von feineren Beobachtungsinstrumenten wurde ein horizontales Mess-Mikroskop für Wachsthumsbeobachtungen angeschafft. Dasselbe ist nach PFEFFER's Angaben von ALBRECHT in Tübingen angefertigt. Seine Construction ist aus den Handbüchern bekannt.

Besonders angelegen habe ich es mir dann sein lassen, einen wenigstens vorläufig brauchbaren Klinostaten zu construiren.

Ob Klinostatenversuche bei Meerespflanzen bemerkenswerthe Resultate liefern, ist von vorn herein nicht zu entscheiden. Aus diesem Grunde konnte ich nicht die Verantwortung für Herstellung eines feinen und kostspieligen Mechanismus übernehmen. Es ist jedoch erwünscht, dass diejenigen, welche sich mit Klinostatenversuchen beschäftigen wollen, einen zunächst hinreichenden Apparat vorfinden. Es ist daher ein solcher eingerichtet worden, dessen in einem geräumigen Glasbassin unter Wasser laufende Achse durch ein einfaches Uhrwerk gedreht wird. Die Achse kann herausgenommen und wie beim gewöhnlichen Klinostaten mit Unterlagen für die Pflanzen versehen werden.

Außer den angeführten Apparaten für specielle physiologische Untersuchungen besitzt das botanische Laboratorium von Apparaten

Digitized by Google

und Utensilien zum allgemeinen Gebrauch Waagen, Stative verschiedener Construction, Aspirator, Glas- und Porzellangeräthe für wissenschaftliche Arbeiten, Thermometer, Gasregulatoren etc.

Von größtem Werthe ist es, dass neben diesen reichlichen Mitteln für botanische Untersuchungen auch die Benutzung einer ausreichenden Bibliothek ermöglicht ist. Die sehr umfangreiche Bibliothek der Zoologischen Station enthält auch 200 Bände botanischer Litteratur. Selbstredend bilden die algologischen Werke, unter denen fast alle hervorragenden Tafelwerke vertreten sind, den Hauptbestand, es finden sich aber einerseits auch die wichtigsten Hand- und Lehrbücher der Botanik, andererseits die hervorragendsten Zeitschriften vor, so dass der Botaniker sich für eine Reise nach Neapel nicht mit Büchern zu belasten braucht. Auch die neuere algologische Litteratur ist in Separatabdrücken ziemlich vollständig vertreten. Manche nicht vorhandenen Specialwerke, z. B. Kützing's Tabulae phycologicae, sowie Zeitschriften, wie die Annales des sciences naturelles und andere, können durch Vermittelung des Bibliothekars, ohne Mühe für die Entleiher selbst, aus den öffentlichen Bibliotheken in Neapel erhalten werden.

Erwünscht wäre es, wenn die Autoren durch Einsendung von Separatabdrücken ihrer Abhandlungen die stetige Vervollständigung der botanischen Bibliothek unterstützen wollten.

Schließlich ist das Vorhandensein einer reichhaltigen Spiritussammlung, welche von Falkenberg und Berthold angelegt wurde, hervorzuheben. Als weiteres Hilfsmittel zum Bestimmen ist ein Herbarium vorhanden. Somit darf man behaupten, dass die Zoologische Station jetzt auch den Botanikern ihren Zielen entsprechende und sicherlich Früchte versprechende Institutseinrichtungen darbietet. Es würde mich freuen, wenn die nicht ohne Arbeit entstandenen Neueinrichtungen die Fachgenossen befriedigen würden. Wegen noch vorhandener Mängel darf ich wohl Nachsicht beanspruchen, da es stets schwierig ist, für Andere bis zum letzten Punkt befriedigende Anordnungen zu treffen, und da auch die meisten Dinge hier unter größeren Schwierigkeiten entstehen, als z. B. in Deutschland. Dankbar möchte ich hervorheben, dass Herr Geh. Rath Pfeffer in Leipzig mir mit größter Bereitwilligkeit seinen Rath bei den Einrichtungen zu Theil werden ließ.

Neapel, 1. Sept. 1891.

Wie der Anfang der ganzen Zool. Station schwierig war, so ist auch die Herstellung der physiologischen Arbeitsräume und

Digitized by Google

ihre Ausstattung mit Instrumenten und Apparaten nicht leicht geworden. Dass diesem Anfang aber eine kräftige Folge werde, ist Sache der Physiologen — mögen sie herzhaft zugreifen und der Zoolog. Station auch ihrerseits eine Entwicklung bereiten, wie sie auf morphologischem Gebiete in einer meine eigenen Erwartungen weit überragenden Weise sich vollzogen hat.

Von dieser Entwicklung kann am besten das nachfolgende Verzeichnis Kunde geben.

Verzeichnis der Naturforscher,

welche vom 1. Januar 1885 bis 31. December 1892 in der Zoologischen Station gearbeitet haben.

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt würde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
298	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1885	31. Dec. 1885
299	Tenente A. Colombo	Mailand	Italien	11. Jan. 1885	8. Mai 1885
300	Dr. Ch. Dolley	Rochester	Philad. Univ.	15. Jan. 1885	18. Juni 1885
301	Prof. G. Albini	Neapel	Italien	26. Jan. 1885	22. Aug. 1885
302	Dr. A. Paulicki	Straßburg	Straßburg	4. Febr. 1885	7. März 1885
303	Prof. B. Beneke	Königsberg	Preußen	6. Febr. 1885	7. April 1885
304	Dr. Cl. Hartlaub	Bremen	Hamburg	15. Febr. 1885	25. Juni 1885
305	Dr. H. E. Ziegler	Straßburg	Baden	26. Febr. 1885	15. April 1885
306	Stud. v. Oefele	Erlangen	Bayern	1. März 1885	14. April 1885
307	Dr. E. Rohde	Breslau	Preußen	8. März 1885	25. Mai 1885
308	Dr. A. König	Petersburg	eigener Tisch	8. März 1885	26. Dec. 1885
309	Sig. E. Stassano	Neapel	Italien	13. März 1885	10. Oct. 1885
310	Dr. J. Thallwitz	Straßburg	Baden	13. März 1885	3. Mai 1885
311	Prof. F. Todaro	Rom	Italien	13. März 1885	4. April 1885
312	Prof. F. Merkel	Königsberg	Preußen	15. März 1885	8. April 1885
313	Stud. K. F. Wenckebach	Utrecht	Holland	16. März 1885	18. Aug. 1885
314	Dr. R. Altmann	Leipzig	Sachsen	20. März 1885	15. April 1885
315	Mr. W. Hoyle	Edinburgh	British Assoc.	6. April 1885	27. April 1885
316	Prof. J. Carnoy	Löwen	Belgien	8. April 1885	25. Juni 1885
317	Dr. G. Gilson	Löwen	Belgien	8. April 1885	25. Juni 1885
318	Dr. J. Walther	Jena	Preußen	12. April 1885	28. Juni 1885
319	Dr. W. Patten	Boston	Philad. Univ.	14. April 1885	23. April 1886
320	Dr. O. Schierlitz	Danzig	Preußen	17. April 1885	20. Juni 1885
321	Comm. De Simone	Neapel	Italien	18. April 1885	1. Mai 1885
322	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	22. Juni 1885	1. Nov. 1885
323	Lieut. N. Asbeleff	Petersburg	Russ. Marine	23. Juli 1885	12. Aug. 1885
324	Stud. E. Bornand	Lausanne	Schweiz	18. Aug. 1885	10. Juni 1886
325	Dr. J. H. Wakker	Utrecht	Holland	3. Sept. 1885	1. Dec. 1885
326	Dr. O. Hamann	Göttingen	Preußen	4. Sept. 1885	20. Oct. 1885
327	Dr. E. Daday	Klausenburg	Ungarn	5. Oct. 1885	15. Mai 1886
328	Dr. A. Ostroumoff	Kasan	Russland	28. Oct. 1885	10. März 1886
329	Prof. W. Krause	Göttingen	Preußen	24. Oct. 1885	6. März 1886
330			Berliner Akad.		
331	Dr. F. S. Monticelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Nov. 1885	31. Dec. 1886
332	Dr. F. Balsamo	Neapel	Prov. Neapel	1. Nov. 1885	31. Dec. 1886

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
333	Tenente A. Colombo	Mailand	Italien	17. Nov. 1885	5. April 188
334	Dr. R. Semon	Berlin	Preußen	21. Nov. 1885	1. Oct. 188
335	Dr. O. Geise	Meiningen	Sachsen	25. Nov. 1885	7. Juni 188
336	D. F. Zschokke	Aarau	Schweiz	4. Dec. 1885	8. Juni 188
337	Dr. A. Tichomiroff	Moskau	Russland	11. Dec. 1885	16. Mai 188
338	Dr. R. Scharff	London	British Assoc.	14. Dec. 1885	3. Mai 188
339	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	21. Dec. 1885	17. Jan. 188
340	Prof. W. Preyer	Jena	Preußen	29. Dec 1885	21. April 188
341	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1886	31. Dec. 188
342	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1886	31. Dec. 188
343	Dr. M. v. Davidoff	München	Bayern	7. Jan. 1886	2. April 188
344	Prof. G. v. Koch	Darmstadt	Hessen	2. Febr. 1886	16. März 188
345	Dr. G. Karsten	Rostock	Preußen	10. März 1886	1. Mai 188
346	Dr. L. Will	Rostock	Hamburg	10. März 1886	24. April 188
347	Prof. W. His	Leipzig	Sachsen	13. März 1886	7. April 188
348	Prof. J. Kollmann	Basel	Schweiz	15. März 1886	1. Mai 188
349	Dr. J. Steiner	Heidelberg	Baden	20. März 1886	5. Juni 188
350	Dr. L. Plate	München	Bayern	20. März 1886	6. Mai 188
351	Prof. C. Chun	Königsberg	Preußen	27. März 1886	1. Mai 188
352	Cand. J. Dobberke	Utrecht	Holland	6. April 1886	9. Juli 188
353	Mr. W. Heape	Cambridge	Cambridge	15. April 1886	1. Juni 188
354	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	16. April 1886	5. Mai 188
355	Dr. A. Onody	Budapest	Ungarn	18. April 1886	9. Juni 188
356	Dr. F. Nansen	Bergen i. N.	Zool. Station	21. April 1886	7. Juni 188
357	Dr. F. Schwinck	München	Bayern	4. Mai 1886	1. Aug. 188
358	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	18. Juni 1886	2. Nov. 188
359	Dr. P. De Vescovi	Rom	Italien	1. Aug. 1886	7. Sept 188
360	Dr. G. Rovelli	Como	Italien	1. Aug. 1886	7. Sept. 188
361	Prof. F. Gasco	Rom	Italien	1. Aug. 1886	19. Oct. 188
362	Dr. D. Carazzi	Spezia	Italien	12. Aug. 1886	1 Oct. 188
363	Prof. S. Trinchese	Neapel	Italien	12. Aug. 1886	31. Dec. 188
364	Dr. C. Crety	Rom	Italien	14. Aug. 1886	31. Dec. 188
365	Prof. C. Emery	Bologna	Italien	19. Aug. 1886	19. Oct. 188
366	Prof. C. Chun	Königsberg	Berlin. Akad.	25. Aug. 1886	17. Oct. 188
367	Dr. K. Brandt	Königsberg	Berlin. Akad.	5. Oct. 1886	1. März 188
368	Dr. J. M. Janse	Utrecht	Holland	22. Oct. 1886	15. Jan. 188
369	Mr. G. P. Bidder	Cambridge	Cambridge	24. Oct. 1886	29. Juni 188
370	Dr. E. Fraas	Stuttgart	Württemberg	8. Nov. 1886	31. Dec. 188
371	Dr. S. Apáthy	Budapest	Ungarn	8. Nov. 1886	31. Dec. 188
372	Mr. H. Bury	Cambridge	Cambridge	10. Nov. 1886	29. Mai 188
373	Lieutenant Saxe	Petersburg	Russ. Marine	11. Nov. 1886	8. Mai 188
374	Dr. F. Noll	Heidelberg	Baden	12. Nov. 1886	6. April 188
375	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1887	25. Juni 188
376	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1887	31. Dec. 188
377	Prof. S. Trinchese	Neapel	Italien	1. Jan. 1887	8. Nov. 188
378	Dr. F. Balsamo	Neapel	Prov. Neapel	1. Jan. 1887	31. Dec. 188
379	Dr. F. S. Monticelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Jan. 1887	31. Dec. 188
380	Prof. A. G. de Linares	Valladolid	Spanien	14. Jan. 1887	12. Juni 188
381	Mr. J. Gardiner	Manchester	British Assoc.	2. Febr. 1887	25. Aug. 188
382	Dr. A. Fleischmann	Erlangen	Bayern	15. Febr. 1887	1. Mai 188
383	Mr. E. Penard	Genf	Schweiz	18. Febr. 1887	12. Mai 188
384	Dr. P. Pelseneer	Brüssel	Belgien	21. Febr. 1887	23. Juni 188
385	Prof. J. Steiner	Heidelberg	Berlin. Akad.	24. Febr. 1887	8. April 188
386	Dr. W. von Schröder	Straßburg	Straßburg	1. März 1887	1. Mai 188
387	Sr. J. Madrid Moreno	Madrid	Spanien	1. März 1887	15. Mai 188
388	Dr. A. Fischer	Leipzig	Sachsen	7. März 1887	22. April 188

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
389	Dr. J. W. van Wijhe	Almelo	Holland	17. März 1887	30. Juli 1887
390	Dr. G. Motti	Aversa	Italien	25. März 1887	25. März 1888
391	Stud. W. Marcuse	Breslau	Preußen	25. März 1887	23. Juni 1887
392	Prof. C. Rabl	Prag	Zool. Station	26. März 1887	20. April 1887
393	Rev. A. M. Norman	Burnm. Rect.	British Assoc.	28. März 1887	1. Mai 1887
394	Dr. M. v. Davidoff	München	Bayern	29. März 1887	13. April 1887
395	Dr. A. Korotneff	Moskau	Russland	17. April 1887	15. Mai 1887
396	Dr. H. Reichenbach	Frankfurt a.M.	Zool. Station	22. April 1887	19. Mai 1887
397	Dr. B. Rawitz	Berlin	Preußen	16. Mai 1887	14. Juli 1887
398	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	23. Juni 1887	1. Nov. 1887
399	Dr. W. Repiachoff	Odessa	Russland	24. Juni 1887	9. Juli 1887
400	Dr. F. Sanfelice	Neapel	Italien	1. Aug. 1887	31. Dec. 1888
401	Dr. E. Ficalbi	Pisa	Italien	3. Aug. 1887	19. Sept. 1887
402	Dr. D. Carazzi	Spezia	Italien	16. Aug. 1887	9. Sept. 1887
403	Sr. Blas Lázaro é Ibiza	Madrid	Spanien	23. Aug. 1887	1. Nov. 1887
404	M. A. de Krasnoff	Petersburg	Russland	30. Aug. 1887	30. Sept. 1887
405	Dr. N. Kaschtschenko	Charkow	Russland	5. Sept. 1887	10. Mai 1888
406	Prof. C. B. Klunzinger	Stuttgart	Württemberg	15. Sept. 1887	10. Oct. 1887
407	Dr. W. Müller	Greifswald	Preußen	30. Sept. 1887	27. Febr. 1888
408	Prof. A. Mosso	Turin	Italien	13. Oct. 1887	16. Oct. 1887
409	Dr. A. Strubell	Frankfurt a.M.	Sachsen	16. Oct. 1887	11. April 1888
410	Prof. A. Famintzin	Petersburg	Russland	21. Oct. 1887	29. April 1888
411	Dr. J. Thiele	Berlin	Preußen	1. Nov. 1887	30. April 1888
412	Dr. P. Mingazzini	Rom	Italien	25. Nov. 1887	31. Dec. 1887
413	Dr. G. Tacchetti	Spezia	Ital. Marine	3. Dec. 1887	10. Mai 1888
414	Tenente Guarienti	Spezia	Ital. Marine	3. Dec. 1887	8. Mai 1888
415	Dr. P. Oppenheim	Berlin	Preußen	7. Dec. 1887	2 Mai 1888
416	Prof. A. Weismann	Freiburg	Baden	28. Dec. 1887	16. März 1888
417	Dr. C. Ishikawa	Tokio	Baden	28. Dec. 1887	31. Dec. 1888
418	Dr. C. Hartlaub	Bremen	Hamburg	29. Dec. 1887	11. Mai 1888
419	Dr. W. Issaeff	Petersburg	Russ. Marine	30. Dec. 1887	11. Juni 1888
420	Dr. M. v. Davidoff	München	Zool. Station	30. Dec. 1887	29. Mai 1888
421	Prof. A. Mosso	Turin	Italien	31. Dec. 1887	15. Febr. 1888
422	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1888	31. Dec. 1888
423	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1888	31. Dec. 1888
424	Dr. F. Balsamo	Neapel	Prov. Neapel	1. Jan. 1888	31. Dec. 1888
425	Dr. F. S. Monticelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Jan. 1888	15. Sept. 1888
426	Dr. Th. Boveri	München	Bayern	7. Jan. 1888	11. April 1888
427	Dr. J. van Rees	Amsterdam	Holland	7. Jan. 1888	11. April 1888
428	Dr. H. Henking	Göttingen	Preußen	11. Jan. 1888	17. April 1888
429	Dr. H. Debus	Heidelberg	Hessen	16. Jan. 1888	1. März 1888
430	Mr. H. Bury	Cambridge	Cambridge	24. Jan. 1888	28. Mai 1888
431	Dr. O. vom Rath	Straßburg	Straßburg	2. Febr. 1888	30. April 1888
432	Dr. W. von Schröder	Straßburg	Zool. Station	14. Febr. 1888	12. Mai 1888
433	Stud. C. Sapper	Heidenheim	Württemberg	18. Febr. 1888	24. April 1888
434	Mag. M. P. A. Traustedt	Kopenhagen	Zool. Station	21. Febr. 1888	10. März 1888
435	Dr. E. Pergens	Maeseyck	Belgien	5. März 1888	23. Juni 1888
436	Dr. G. Kalide	Neumarkt	BerlinerAkad. Preußen	9. März 1888 10. Juni 1888	10. Juni 1888 22. Oct. 1888
437	Mr. A. D. Sloan	Edinburgh	British Assoc.	16. März 1888	15. Mai 1888
438	Prof. C. Rabl	Prag	Österreich	18. März 1888	8. April 1888
439	Dr. M. Joseph	Berlin	Preußen	19. März 1888	18. April 1888
440	Dr. J. Kohl	Marburg	Preußen	19. März 1888	12. April 1888
441	Dr. J. Vosseler	Tübingen	Württemberg	19. März 1888	23. Mai 1888
442	Dr. G. Franck	Berlin	Zool. Station	20. März 1888	6. März 1889
443	Dr. L. Plate	Marburg	Preußen	27. März 1888	10. Mai 1888

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
444	Prof. B. Hatschek	Prag	Österreich	5. April 1888	20. April 1888
445	Dr. J. Cori	Prag	Österreich	5. April 1888	20. April 1888
446	Dr. J. Rückert	München	Bayern	14. April 1888	10. Mai 1888
447	Prof. G. v. Koch	Darmstadt	Hessen	23. April 1888	12. Mai 1888
448	Dr. B. Rawitz	Berlin	Preußen	27. April 1888	27. Juni 1888
449	Dr. F. Went	Amsterdam	Holland	27. April 1888	18. Oct. 1888
450	Dr. C. Fisch	Erlangen	Bayern	28. April 1888	28. Aug. 1888
451	Dr. S. Pansini	Molfetta	Prov. Bari	1. Mai 1888	31. Dec. 1888
452	Prof. R. J. Anderson	Galway	British Assoc.	4. Juni 1888	1. Aug. 1888
453	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	25. Juni 1888	3. Nov. 1888
454	Prof. C. Emery	Bologna	Italien	18. Juli 1888	28. Sept. 1888
455	Prof. de Giaxa	Pisa	Italien	2. Aug. 1888	21. Oct. 1888
456	Dr. R. Semon	Jena	Preußen	9. Aug. 1888	18. Oct. 1888
457	Prof. M. Ussow	Kasan	Russland	14. Aug. 1888	10. Sept. 1888
458	Stud. Gribowsky	Kasan	Russland	14. Aug. 1888	10. Sept. 1888
459	Dr. Jablonowsky	Berlin	BerlinerAkad.	22. Aug. 1888	11. Sept. 1888
460	Dr. C. Benda	Berlin	Preußen	31. Aug. 1888	18. Oct. 1888
461	Dr. D. Baldi	Florenz	Italien	13. Sept. 1888	21. Sept. 1888
462	Prof. V. Graber	Czernowitz	Österreich	15. Sept. 1888	24. Oct. 1888
463	Dr. F. Schiltt	Kiel	Preußen	16. Sept. 1888	24. April 1889
464	Dr. B. Friedländer	Berlin	Preußen	24. Sept. 1888	4. Juni 1889
465	Ten. J. Borja de Goyeneche	Madrid	Spanien	1. Oct. 1888	1. April 1889
466	Ten. J. D. Shelly y Correa	Madrid	Spanien	1. Oct. 1888	1. April 1889
467	Dr. A. Fritze	Bremen	Baden	1. Oct. 1888	26. Oct. 1888
468	Dr. M. Bedot	Genf	Schweiz	24. Oct. 1888	22. April 1889
469	Dr. G. Vigliarolo	Neapel	Prov. Neapel	5. Nov. 1888	5. Nov. 1889
470	Dr. N. Cobb	Spencer, Mass.	British Assoc.	11. Nov. 1888	27. Jan. 1889
471	Dr. G. C. J. Vosmaer	Haag	Holland	14. Nov. 1888	10. Jan. 1889
472	Dr. B. Lvoff	Moskau	Russland	19. Nov. 1888	15. Mai 1889
473	Dr. C. Pictet	Genf	Schweiz	3. Dec. 1888	26. April 1889
474	Mr. G. P. Bidder	Cambridge	Cambridge	17. Dec. 1888	31. Dec. 1889
475	Dr. M. von Davidoff	München	Zool. Station	17. Dec. 1888	19. Juni 1889
476	Mr. F. E. Weiss	London	British Assoc.	30. Dec. 1888	2. Mai 1889
477	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1889	31. Dec. 1889
478	Dr. F. Sanfelice	Neapel	Italien	1. Jan. 1889	14. Nov. 1889
479	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1889	31. Dec. 1889
480	Dr. P. Mingazzini	Rom	Italien	1. Jan. 1889	31. Dec. 1889
481	Dr. S. Pansini	Molfetta	Prov. Bari	1. Jan. 1889	31. Dec. 1889
482	Dr. G. Arnheim	Berlin	Preußen	2. Jan. 1889	20. April 1889
483	Dr. O. Lubarsch	Berlin	Preußen	9. Jan. 1889	1. Juni 1889
484	Dr. A. Butirkin	Petersburg	Russ. Marine	13. Jan. 1889	12. Juni 1889
485	Prof. L. Savastano	Portici	Italien	14. Jan. 1889	12. Juli 1889
486	Mr. W. L. Calderwood	Edinburgh	British Assoc.	20. Jan. 1889	27. Mai 1889
487	Dr. C. De Bruyne	Gent	Belgien	25. Jan. 1889	31. Dec. 1889
488	Dr. S. Apáthy	Budapest	Ungarn	30. Jan. 1889	22. Juli 1889
489	Forstref. H. Kießling	Tübingen	Württemberg	30. Jan. 1889	10. Mai 1889
490	Dr. G. Brandes	Leipzig	Sachsen	2. Febr. 1889	11. Juli 1889
491	Dr. G. Cano	Rom	Italien	27. Febr. 1889	31. Dec. 1889
492	Dr. J. Wortmann	Straßburg	Straßburg	5. März 1889	21. April 1889
493	Dr. H. Ambronn	Leipzig	Sachsen	6. März 1889	19. April 1889
494	Dr. A. Ostroumoff	Kasan	Russland	8. März 1889	8. Juli 1889
495	Dr. H. Virchow	Berlin	Preußen	8. März 1889	22. Juli 1889
496	Dr. Th. Boveri	München	Bayern	8. März 1889	24. April 1889
497	Prof. L. v. Graff	Graz	Österreich	19. März 1889	17. April 1889
498	Sr. J. Rioja y Martin	Madrid	Spanien	2. April 1889	2. April 1890
499	Prof. A. Meyer	Münster	Preußen	4. April 1889	24. April 1889

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
500	Prof. F. Vejdovsky	Prag	Österreich	6. April 1889	22. April 1889
501	Dr. F. Quentell	Worms	Hessen	23. April 1889	3. Juni 1889
502	Dr. J. M. Janse	Leiden	Holland	26. April 1889	22. Aug. 1889
503	Dr. H. Griesbach	Mülhausen i. E.	Preußen	5. Mai 1889	26. Juni 1889
504	Dr. W. Wagner	Moskau	Russland	11. Juni 1889	5. Juli 1889
505	Dr. W. Schimkewitsch	Petersburg	Russland	11. Juni 1889	26. Juni 1889
506	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	1. Juli 1889	4. Nov. 1889
507	Mr. A. Willey	Cambridge	British Assoc.	14. Juli 1889	2. Aug. 1889
508	Prof. C. Emery	Bologna	Italien	19. Juli 1889	12. Oct. 1889
509	Dr. A. Pasquale	Neapel	Italien	20. Juli 1889	18. Sept. 1890
510	Dr. G. D'Abundo	Pisa	Italien	2. Aug. 1889	2. Sept. 1889
511	Prof. J. Steiner	Köln	Baden	7. Aug. 1889	1. Sept. 1889
512	Dr. F. S. Montieelli	Neapel	Italien	1. Aug. 1889	1. Aug. 1890
513	Sr. José Gogorza	Madrid	Spanien	16. Aug. 1889	6. Nov. 1890
514	Ten. J. Borja de Goyeneche	Madrid	Spanien	17. Aug. 1889	17. Aug. 1890
515	Stud. A. Tosi	Bologna	Italien	17. Aug. 1889	29. Sept. 1889
516	Dr. H. Rex	Prag	Österreich	6. Sept. 1889	22. Nov. 1889
517	Prof. C. Grobben	Wien	Österreich	9. Sept. 1889	29. Sept. 1889
518	Dr. G. W. Müller	Greifswald	Preußen	25. Sept. 1889	29. Juni 1890
519	Mr. W. W. Norman	Indiana	Hamburg	5. Oct. 1889	21. März 1890
520	Mr. T. Groom	Cambridge	Cambridge	9. Oct. 1889	30. Mai 1890
521	Dr. J. Loeb	Straßburg	Straßburg	10. Oct. 1889	1. Mai 1890
522	Dr. K. Endriss	Göppingen	Württemberg	13. Oct. 1889	20. März 1890
523	Dr. H. Trautzsch	München	Sachsen	13. Oct. 1889	15. Febr. 1890
524	Dr. G. Magini	Rom	Italien	13. Oct. 1889	19. Oct. 1889
525	Dr. B. Friedländer	Berlin	Preußen	14. Oct. 1889	25. Nov. 1889
526	Dr. P. Davignon	Petersburg	Russ. Marine	28. Oct. 1889	10. April 1890
527	Prof. A. Kowalewsky	Odessa	Russland	7. Nov. 1889	13. Mai 1890
528	Dr. E. Weber	Genf	Schweiz	7. Nov. 1889	17. März 1890
529	Dr. Köppen	Charkow	Russland	7. Nov. 1889	7. Febr. 1890
530	Ten. J. Anglada y Rava	Madrid	Spanien	24. Nov. 1889	24. Nov. 1890
531	Prof. O. Nüsslin	Karlsruhe	Baden	26. Nov. 1889	22. April 1890
532	Dr. E. Vanhöffen	Königsberg	Preußen	1. Dec. 1889	1. Juni 1890
533	Dr. R. Schneider	Berlin	Preußen	30. Dec. 1889	7. April 1890
534	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1890	31. Dec. 1890
535	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1890	31. Dec. 1890
536	Dr. P. Mingazzini	Rom	Italien	1. Jan. 1890	20. Sept. 1890
537	Dr. S. Pansini	Neapel	Italien	1. Jan. 1890	31. Dec. 1890
538	Dr. G. Cano	Rom	Italien	1. Jan. 1890	31. Dec. 1890
539	Dr. P. P. C. Hoek	Leiden	Holland	7. Jan. 1890	21. März 1890
540	Mr. E. W. Butler	Surbiton	British Assoc.	21. Jan. 1890	6. Aug. 1890
541	Prof. H. Ambronn	Leipzig	Sachsen	12. Febr. 1890	10. Juni 1890
542	Mr. G. B. Ward	Troy, N. Y.	Baden	7. März 1890	8. April 1890
543	Dr. F. Schütt	Kiel	Hamburg	8. März 1890	23. April 1890
544	Prof. H. Ludwig	Bonn	Preußen	10. März 1890	19. April 1890
545	Prof. F. Zschokke	Basel	Schweiz	15. März 1890	10. April 1890
546	Prof. S. Exner	Wien	Österreich	17. März 1890	23. April 1890
547	Prof. O. Bütschli	Heidelberg	Baden	18. März 1890	21. April 1890
548	Prof. C. Rabl	Prag	Österreich	19. März 1890	12. April 1890
549	Sr. J. Rioja y Martin	Madrid	Spanien	2. April 1890	22. Nov. 1890
550	Prof. J. van Rees	Amsterdam	Holland	5. April 1890	10. Juni 1890
551	Prof. P. Knoll	Prag	Österreich	6. April 1890	10. Mai 1890
552	Dr. J. Vosseler	Tübingen	Württemberg	12. April 1890	10. Juni 1890
553	Dr. J. Rückert	München	Bayern	18. April 1890	21. Mai 1890
554	Dr. B. Lvoff	Moskau	Russland	28. April 1890	27. Juni 1890
555	Prof. S. Apáthy	Klausenburg	Ungarn	24. Mai 1890	9. Sept. 1890

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
556	Prof. G. v. Koch	Darmstadt	Hessen	28. Mai 1890	17. Juli 1890
557	Dr. P. Cerfontaine	Lüttich	Belgien	9. Juni 1890	11. Oct. 1890
558	Dr. M. Mendthal	Königsberg	Preußen	11. Juni 1890	29. Mai 1891
559	Dr. A. Coggi	Bologna	Italien	13. Juni 1890	19. Sept. 1890
560	Dr. A. Messea	Rom	Italien	2. Juli 1890	21. Sept. 1890
561	Dr. Max Verworn	Jena	Preußen	5. Juli 1890	25. Dec. 1890
562	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	7. Juli 1890	4. Nov. 1890
563	Dr. G. Valenti	Pisa	Italien	25. Juli 1890	30. Sept. 1890
564	Dr. F. S. Monticelli	Neapel	Italien	1. Aug. 1890	1. Aug. 1891
565	Dr. G. Mazzarelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Aug. 1890	1. Aug. 1891
566	Dr. B. Rawitz	Berlin	Preußen	4. Aug. 1890	15. Oct. 1891
567	Dr. C. Crety	Rom	Italien	10. Aug. 1890	22. Nov. 1891
568	Ten. J. Borja de Goyeneche	Madrid	Spanien	17. Aug. 1890	7. Febr. 1891
569	Dr. V. Salvati	Neapel	Italien	1. Sept. 1890	1. Juni 1891
570	Dr. J. C. Koningsberger	Utrecht	Holland	1. Sept. 1890	25. Dec. 1890
571	Dr. Th. Pintner	Wien	Österreich	4. Sept. 1890	17. Oct. 1890
572	Dr. C. v. Wistinghausen	Berlin	Preußen	13. Sept. 1890	9. April 1891
573	Dr. A. Looss	Leipzig	Sachsen	15. Sept. 1890	7. März 1891
574	Mr. W. Melly	Liverpool	British Assoc.	29. Oct. 1890	3. Jan. 1891
575	Dr. J. Loeb	Straßburg	Straßburg	31. Oct. 1890	25. April 1891
576	Dr. M. v. Davidoff	München	Zool. Station	16. Nov. 1890	28. Febr. 1891
577	Dr. G. Mauren	Foggia	Italien	21. Nov. 1890	1. Juni 1891
578	Ten. J. Anglada y Rava	Madrid	Spanien	24. Nov. 1890	1. Juli 1892
579	Mr. G. P. Bidder	Neapel	Zool. Station	21. Nov. 1890	31. Dec. 1892
580	Dr. P. Samassa	Laibach	Österreich	30. Nov. 1890	27. März 1891
581	Dr. N. Slunin	Petersburg	Russ. Marine	3. Dec. 1890	23. Mai 1893
582	Sr. M. Cazurro	Gerona	Spanien	15. Dec. 1890	25. Febr. 1892
583	Dr. A. Russo	Neapel	Italien	22. Dec. 1890	31. Dec. 1891
584	Mr. E. Bles	Manchester	British Assoc.	22. Dec. 1890	27. März 1891
585	M. L. Marmier	Paris	Zool. Station	1. Jan. 1891	4. Febr. 1891
586	Dr. G. Cano	Sassari	Italien	1. Jan. 1891	31. Dec. 1891
587	Dr. S. Pansini	Neapel	Prov. Bari	1. Jan. 1891	31. Dec. 1892
588	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1891	31. Dec. 1893
589	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1891	31 Dec. 1891
590	Mr. A. Newstead	Cambridge	Cambridge	5. Jan. 1891	1. Oct. 1891
591	Dr. K. F. Wenkebach	Utrecht	Holland	9. Jan. 1891	18. Juni 1891
592	Dr. D. Bergendal	Lund	Zool. Station	22. Jan. 1891	24. Aug. 1891
593	Dr. O. Bürger	Gießen	Hessen	3. Febr. 1891	22. Juli 1891
594	Dr. C. Fiedler	Zürich	Schweiz	11. Febr. 1891	24. April 1891
595	Prof. A. Korotneff	Kieff	Russland	15. Febr. 1891	24. März 1891
596	Stud. M. Kaloujisky	Moskau	Russland	26. Febr. 1891	5. Mai 1891
597	Dr. K. C. Schneider	Wien	Sachsen	5. März 1891	11. Juli 1891
598	Dr. G. Guaglianone	S. Sosti	Italien	7. März 1891	1. Juni 1893
599	Stud. P. Schottländer	Breslau	Preußen	7. März 1891	17. April 1891
600	Prof. W. His	Leipzig	Sachsen	11. März 1891	8. April 1891
601	Dr. W. His	Leipzig	Sachsen	11. März 1891	8. April 1893
602	Dr. F. v. Haberler	Graz	Österreich	12. März 1891	6. April 1891
603	Prof. M. Holl	Graz	Österreich	16. März 1891	6. April 1891
604	Dr. P. Kaufmann	Berlin	Preußen	16. März 1891	21. Mai 1892
605	Dr. E. Ballowitz	Greifswald	Hamburg	20. März 1891	23. April 1893
606	Mr. J. L. Russel	Amerika	Davis-Table	20. März 1891	6. Juli 1891
607	Prof. F. Rückert	München	Bayern	22. März 1891	10. April 1891
608	Mr. F. S. Harmer	Cambridge	Cambridge	26. März 1891	18. April 1891
609	Prof. A. Hansen	Darmstadt	Hessen	27. März 1891	19. Sept. 1891
610	Dr. E. Rohde	Breslau	Preußen	30. März 1891	24. Aug. 1891
611	Dr. S. Kästner	Leipzig	Sachsen	2. April 1891	2. Juli 1891

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
612	Prof. F. Hoppe-Seyler	Straßburg	Straßburg	3. April 1891	20. April 1891
613	Sr. S. Prado y Sainz	Madrid	Spanien	4. April 1891	22. Febr. 1892
614	Miss Julia B. Platt	Boston	Davis-Table	7. April 1891	2. Juli 1891
615	Dr. R. S. Bergh	Kopenhagen	Zool. Station	9. April 1891	14. Juni 1891
616	Dr. O. Maas	Berlin	Preußen	30. April 1891	8. April 1892
617	Prof. W. Schimkewitch	Petersburg	Russland	4. Mai 1891	10. Juni 1891
618	Dr. A. Jaschtschenko	Petersburg	Russland	4. Mai 1891	13. Juli 1891
619	Mag. L. Kundsin	Dorpat	Russland	14. Mai 1891	12. Juni 1891
620	Dr. A. Pasquale	Neapel	Zool. Station	1. Juni 1891	10. Aug. 1892
621	Mr. E. A. Minchin	Oxford	Oxford	28. Juni 1891	21. Juni 1892
622	Prof. S. Apáthy	Klausenburg	Ungarn	2. Juli 1891	9. Oct. 1891
623	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	4. Juli 1891	2. Nov. 1891
624	Dr. R. Staderini	Florenz	Italien	6. Juli 1891	29. Aug. 1891
625	Dr. U. Rossi	Florenz	Italien	6. Juli 1891	29. Aug. 1891
626	Herr Demetrius Rossiusky	Moskau	Russland	15. Juli 1891	6. Aug. 1891
627	Dr. F. S. Monticelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Aug. 1891	1. Aug. 1892
628	Dr. G. Mazzarelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Aug. 1891	1. Aug. 1892
629	Prof. J. Steiner	Köln	Preußen	10. Aug. 1891	29. Aug. 1891
630	Dr. C. Crety	Rom	Italien	11. Aug. 1891	5. Nov. 1891
631	Prof. A. Götte	Straßburg	Straßburg	16. Aug. 1891	21. Oct. 1891
632	Dr. J. H. F. Kohlbrugge	Amsterdam	Holland	21. Aug. 1891	16. Nov. 1891
633	Dr. V. Haecker	Freiburg	Baden	29. Aug. 1891	26. Oct. 1891
634	Dr. E. Germano	Neapel	Prov. Bari	1. Sept. 1891	10. Aug. 1892
635	Dr. K. W. Zimmermann	Berlin	Berliner Akad.	4. Sept. 1891	8. Oct. 1891
636	Dr. Luigi Zoja	Pavia	Italien	7. Sept. 1891	28. Oct. 1891
637	Dr. Raffaele Zoja	Pavia	Italien	7. Sept. 1891	28. Oct. 1891
638	Dr. Hans Driesch	Hamburg	Hamburg	28. Sept. 1891	4. April 1892
639	Dr. Curt Herbst	Altenburg	Berliner Akad.	28. Sept. 1891	28. April 1892
640	Dr. G. W. Müller	Greifswald	Preußen	1. Oct. 1891	25. Febr. 1892
641	Mr. E. W. Mac Bride	Cambridge	Cambridge	5. Oct. 1891	8. Aug. 1892
642	Mr. A. Willey	Oxford	British Assoc.	8. Oct. 1891	27. Aug. 1892
643	Dr. O. Visart	Pisa	Italien	11. Nov. 1891	15. Jan. 1892
644	T. A. Navarrete y De Alcazar	Valencia	Span. Marine	8. Dec. 1891	31. Dec. 1892
645	Dr. C. Pictet	Genf	Schweiz	11. Dec. 1891	21. März 1892
646	Prof. G. Gilson	Löwen	Belgien	13. Dec. 1891	12. April 1892
647	Prof. W. Salenski	Odessa	Russland	15. Dec. 1891	26. April 1892
648	Dr. G. Cano	Sassari	Italien	1. Jan. 1892	10. Sept. 1892
649	Dr. A. Russo	Neapel	Italien	1. Jan. 1892	31. Dec. 1892
650	Dr. G. Jatta	Neapel	Italien	1. Jan. 1892	31. Dec. 1892
651	Dr. F. Raffaele	Neapel	Italien	1. Jan. 1892	31. Dec. 1892
652	Dr. R. Heymons	Berlin	Preußen	1. Jan. 1892	5. Mai 1892
653	Dr. R. v. Erlanger	Heidelberg	Baden	6. Jan. 1892	1. Juli 1892
654	Dr. S. Bonaduce	Terlizzi	Prov. Bari	7. Jan. 1892	10. Aug. 1892
655	Cand. J. Hjort	Christiania	Bayern	10. Jan. 1892	2. Mai 1892
656	Prof. E. B. Wilson	Philadelphia	Davis-Table	11. Jan. 1892	16. Juli 1892
657	Dr. A. Krupenin	Petersburg	Russ. Marine	19. Jan. 1892	20. Juni 1892
658	Dr. O. zur Strassen	Leipzig	Sachsen	29. Jan. 1892	1. Juli 1892
659	Dr. G. Antipa	Bukarest	Zool. Station	14. Febr. 1892	26. Aug. 1892
660	Prof. A. Korotneff	Kieff	Russland	17. Febr. 1892	2. März 1892
661	Stud. H. Graber	Czernowitz	Österreich	5. März 1892	6. April 1892
662	Dr. F. Röhmann	Breslau	Preussen	5. März 1892	19. April 1892
663	Dr. W. Nagel	Tübingen	Württemberg	15. März 1892	18. April 1892
664	Prof. M. v. Lenhossék	Basel	Ungarn	16. März 1892	15. April 1892
665	Dr. K. W. Zimmermann	Berlin	Preußen	16. März 1892	28. April 1892
666	Dr. R. Gottlieb	Heidelberg	Österreich	19. März 1892	22. April 1892
667	Dr. J. v. Üxküll	Heidelberg	Württemberg	19. März 1892	17. Mai 1892

Digitized by Google

	Namen.	Wohnort.	Staat oder Anstalt, deren Tisch benutzt wurde.	Dauer der Benutzung vom	bis zum
668	Prof. W. v. Schröder	Heidelberg	Straßburg	22. März 1892	14. April 1892
669	Mr. H. Pollard	Oxford	Oxford	29. März 1892	
670	Dr. H. K. Corning	Prag	Österreich	6. April 1892	10. Mai 1892
671	Dr. A. Kreidl	Wien	Österreich	6. April 1892	20. Mai 1892
672	Dr. O. Buchner	Stuttgart	Württemberg	26. April 1892	13. Juli 1892
673	Dr. B. Dean	Washington	Bayern	27. April 1892	3. Juni 1892
674	Prof. G. v. Koch	Darmstadt	Hessen	17. Mai 1892	2. Juli 1892
675	Dr. V. Faussek	Petersburg	Russland	20. Mai 1892	21. Sept. 1892
676	Dr. D. Carazzi	Spezia	Italien	25. Mai 1892	8. Juli 1892
677	Prof. S. Apáthy	Klausenburg	Ungarn	9. Juni 1892	5. Oct. 1892
678	Prof. W. Einthoven	Leiden	Holland	1. Juli 1892	7. Sept. 1892
679	Prof. W. F. R. Weldon	London	Cambridge	10. Juli 1892	21. Sept. 1892
680	Miss Tebb	London	Cambridge	10. Juli 1892	21. Sept. 1892
681	Prof. A. Della Valle	Modena	Italien	12. Juli 1892	6. Oct. 1892
682	Dr. G. Rolando	Rom	Italien	14. Juli 1892	5. Sept. 1892
683	Dr. F. S. Monticelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Aug. 1892	16. Oct. 1892
684	Dr. G. Mazzarelli	Neapel	Prov. Neapel	1. Aug. 1892	31. Dec. 1892
685	Dr. G. D'Abnudo	Pisa	Italien	1. Aug. 1892	8. Oct. 1892
686	Prof. S. Trinchese	Neapel	Italien	8. Aug. 1892	
687	Stud. V. Diamare	Neapel	Italien	15. Aug. 1892	
688	Prof. N. Poléjaeff	Petersburg	Russland	17. Aug. 1892	23. Sept. 1892
689	Mr. C. Duncan	London	British Assoc.	22. Aug. 1892	30. Oct. 1892
690	Prof. K. v. Kostanecki	Gießen	Hessen	1. Sept. 1892	17. Sept. 1892
691	Dr. F. Röhmann	Breslau	Preußen	2. Sept. 1892	10. Oct. 1892
692	Dr. C. Crety	Rom	Italien	6. Sept. 1892	29. Nov. 1892
693	Prof. H. Virchow	Berlin	Preußen	6. Sept. 1892	27. Oct. 1892
694	Dr. D. Popoff	Petersburg	Russland	6. Sept. 1892	27. Oct. 1892
695	Dr. H. Driesch	Hamburg	Hamburg	20. Sept. 1892	
696	Dr. C. Herbst	Altenburg	Berliner Akad.	20. Sept. 1892	
697	Prof. J. V. Carus	Leipzig	Sachsen	23. Sept. 1892	10. Oct. 1892
698	Dr. C. Saint-Hilaire	Petersburg	Russland	29. Sept. 1892	6. Nov. 1892
699	Mr. G. W. Field	Baltimore	Davis-Table	5. Oct. 1892	
700	Dr. G. W. Müller	Greifswald	Preußen	18. Oct. 1892	
701	Dr. P. Hauptfleisch	Greifswald	Preußen	25. Oct. 1892	
702	Prof. N. Kastschenko	Tomsk	Russland	8. Nov. 1892	
703	Prof. N. Wagner	Petersburg	Russland	8. Nov. 1892	
704	Dr. W. Kruse	Berlin	Zool. Station	9. Nov. 1892	9. Dec. 1892
705	Dr. A. Pasquale	Neapel	Zool. Station	9. Nov. 1892	9. Dec. 1892
706	Dr. A. v. Bunge	Petersburg	Russ. Marine	15. Nov. 1892	
707	Dr. B. Baculo	Neapel	Italien	6. Dec. 1892	
708	Prof. N. Poléjaeff	Petersburg	eigener Tisch	17. Dec. 1892	
709	Prof. F. S. Monticelli	Palermo	Prov. Neapel	24. Dec. 1892	

Diesem Verzeichnisse könnte ich wie früher auch jetzt die Listen des nach allen Weltgegenden versandten Studien-Materials beifügen, nehme aber davon Abstand, weil dieselben mehrere Druckbogen füllen würden. Ich habe an anderer Stelle (Deutsche Rundschau 18. Bd. 1892 Heft 11) kürzlich betont, welchen Umfang diese Thätigkeit der Zool. Station besitzt, wie sie die Bedeutung der Station als Centralpunktes für die Untersuchung der lebenden Seethiere ergänzt und ihre Wirksamkeit bis an die fernste Peripherie

Digitized by Google

der Civilisation erstreckt. Durch den an Marine-Officiere und Marine-Ärzte ertheilten Unterricht im Sammeln und Conserviren der Seethiere und weiterhin durch die Veröffentlichung der größtentheils in der Zool. Station erdachten und erprobten Conservirungsmethoden hat diese Thätigkeit noch eine weitere Wirkung in die Ferne gehabt — davon hat die wissenschaftliche Welt ausreichende Kunde erlangt, und es freut mich, hervorheben zu können, dass Jahr für Jahr auf dieser Bahn fortgeschritten wird.

Nun möchte ich noch einige Worte über die Publicationen der Station sagen.

Die »Mittheilungen aus der Zool. Station« sind ziemlich gleichmäßig fortgeschritten, von ihnen ist nichts Wesentliches zu melden. Die Monographien der »Fauna und Flora« dagegen haben mehr Schwierigkeiten geboten, durch die Natur der Arbeit selber, durch die Engagements auf lange Dauer, welche ihr zu Grunde liegen, und durch die dabei reichlicher gebotene Gelegenheit zu hemmenden Zwischenfällen, welche vom Willen der an der Herstellung der Arbeiten resp. der Tafeln und des Druckes Betheiligten unabhängig sind. Die längste Verzögerung haben zwei Monographien erlebt, welche eigentlich bestimmt waren, wenn nicht den ersten, so doch einen der ersten Jahrgänge zu bilden: die Enteropneusta Spengel's und die Rhodomeleen Falkenberg's. Nahezu 14 Jahre sind seit ihren Anfängen verflossen. Andere fast zu gleicher Zeit in Angriff genommene Monographien sind überhaupt nicht zu namhafter Ausführung vorgeschritten, ja bei manchen ist das von der Zool. Station beschaffte Material verloren gegangen. Einige Arbeiten sind in andere Hände übergegangen und erleben so eine Resurrection — durch Alles das aber ward eine sehr empfindliche Pause im Erscheinen der Monographien hervorgerufen, die seit 1890, d. h. seit dem Erscheinen des 17. Bandes gedauert hat und erst im Anfange dieses Jahres überwunden worden ist. Vor Kurzem sind die Copepoden von Giesbrecht erschienen, spätestens im Laufe des Sommers kommen die Gammariden von Della Valle und die Enteropneusta von Spengel heraus. Jedenfalls ist nun, z. Th. auch in Folge der langen Pause, dafür gesorgt, dass wohl Jahr für Jahr wenigstens eine Monographie erscheinen wird, zumal eine Reihe sehr umfangreicher Arbeiten nahezu gleichzeitig der Vollendung entgegengeht, so u. A. die Monographie der Cephalopoden von Jatta, der Ostracoden von W. Müller, der Nemertinen von Bürger, der Hirudineen von Apáthy. Immerhin aber zeigt sich, dass seit dem Jahre 1886, als der letzte Bericht über

Digitized by Google

die Thätigkeit der Zool. Staion in dieser Zeitschrift erschien, die Arbeit an den Monographien nicht still gestanden hat, denn vom Band 11 bis zum Bande 17 sind sie erschienen, bis zum Bande 22 sind sie im Druck und bis zum Bande 26 in Ausarbeitung begriffen.

Was nun die dritte Publication, den Zoologischen Jahresbericht anbelangt, so hat die Zool. Station sich veranlasst gesehen, seinen Umfang durch Weglassung des Abschnitts über Systematik wesentlich zu verringern. Auch ist der Jahresbericht in seiner jetzigen Gestalt in den Verlag der Firma FRIEDLÄNDER übergegangen, die ihn bisher nur in Commission hatte. Freilich zahlt die Zool. Station einen kleinen Zuschuss.

Ob er in dieser Form und Verfassung Aussicht hat, ohne weitere Schwierigkeiten fortzuleben, lässt sich wohl hoffen, aber nicht mit Sicherheit voraussehen. Sollte es wider Erwarten nicht gelingen, ihn noch lange am Leben zu erhalten, so würde die Zool. Station sich keinesfalls Vorwürfe zu machen brauchen, nicht die äußerste Grenze ihrer Anstrengungen und Opfer erreicht zu haben, die sie einem Unternehmen weihen durfte, welches durchaus nicht nothwendig in den schon hinreichend großen Rahmen ihres Programmes gehörte.

Aber das Gefühl, dass die biologische Wissenschaft — ja wenn nicht alle Zeichen trügen, auch andere Wissenschaften — kritischen Zeiten entgegengehen, falls es nicht bald gelingt, die Jahresberichterstattung in einer organisatorisch ausreichenden und dauerhaften Form zu leisten, ist seit Jahren dem Schreiber dieser Zeilen so sehr zum Bewusstsein gekommen, und er hat es sich so viel theils gelungene, theils misslungene Anläufe zu ihrer Lösung kosten lassen, dass er auch jetzt noch nicht gewillt ist, sich davon loszusagen.

So lange es freilich dabei bleibt, die Jahresberichterstattung als ein Beiwerk der wissenschaftlichen Production zu behandeln, dem nur die Brosamen der Energie zu Gebote stehen, welche von der Original-Arbeit und dem Docíren nicht aufgebraucht wird, so lange wird es nicht besser werden. Erst wenn allgemein anerkannt werden wird, dass gute Referate eine eben so wichtige Leistung für den geordneten Fortschritt der Wissenschaft sind, wie gute Vorlesungen und gute Originalarbeiten, wenn für tüchtige Berichterstattung eine so hohe Bezahlung geleistet werden kann, dass der Berichterstatter sich einen wesentlichen Theil seines Lebensunterhaltes dadurch zu beschaffen in die Lage kommt — erst dann wird die Organisation der Wissenschaft in dieser Richtung gesunden und ein großer Mangel

Digitized by Google

beseitigt sein, der je länger er bestehen bleibt, um so schwerere Schäden nach sich zieht.

Ein so umfangreiches und complicirtes Unternehmen, wie Gründung und Ausbau der Zool. Station, hat natürlich auch ein Stück Geschichte in den mehr als zwanzig Jahren seiner Existenz durchlebt, und wenn es auch vielleicht kaum mehr möglich ist, diese Geschichte so niederzuschreiben, wie sie den an ihrer Existenz zunächst und unmittelbar Betheiligten vor die Augen trat, so bietet sie doch manche interessante Gesichtspunkte dar und manche überraschende Beziehungen zwischen einem rein wissenschaftlichen Unternehmen und den großen Factoren des zeitgenössischen Lebens. Ich hoffe seinerzeit wenigstens die Materialien zusammenzutragen, aus denen ein einigermaßen treues Bild der Ereignisse, der Mühen und Sorgen, der gelungenen und misslungenen Bestrebungen zu gewinnen ist.

In den letzten Jahren hat der Tod die Zool. Station mehrerer Gönner und Freunde beraubt, welche in kritischen Tagen ihre Hand schützend über sie gehalten, ja von ihren ersten schweren Anfängen an mit Rath und That ihr beigestanden haben. Ich habe schon auf den ersten Seiten dieses Berichtes und vorher in dem bereits citirten Aufsatze in der »Deutschen Rundschau« erzählt, einen wie bedeutenden Antheil an dem Gelingen des ganzen Werkes die hohe Protection gehabt hat, deren sich die Zool. Station vom hochseligen Kaiser Friedrich III. erfreute. Im Jahre 1875, also zwei Jahre, nachdem der Kaiser Friedrich, damals noch Kronprinz, zuerst von der Zool. Station Kenntnis erlangt hatte und in der in jenem Aufsatz der »Rundschau« erzählten Weise für sie eingetreten war, besuchte er Italien und kam auf einen Tag nach Neapel, wo damals König Victor Emanuel sich aufhielt. Vormittags ward ich in das kgl. Palais befohlen und gleich vom Kronprinzen empfangen. In freundlichen Worten sprach mir der hohe Herr seine Freude darüber aus, dass die Nothlage, in welcher ich an Seine hohe Intervention appellirt hatte, glücklich überwunden sei, und fragte mich, wie viel Zeit eine kurze Besichtigung der Station kosten würde, resp. ob dieselbe sich bis 12 Uhr Mittags, wo das Frühstück bei dem Könige anberaumt sei, also in einer kleinen Stunde vornehmen ließe. Auf meine Bejahung ward sofort verfügt, dass der Kronprinz binnen zehn Minuten in die Station kommen würde. Die Besichtigung fand statt, mochte aber wohl

Digitized by Google

einige Minuten länger in Anspruch genommen haben, so dass der Kronprinz mir zum Abschiede sagte: »Sie und Ihre Station sind Schuld daran, dass ich den König habe warten lassen. Aber was ich gesehen habe, hat mir sehr gefallen. Möge es Ihnen weiter gut gehen!« Wahrscheinlich hat aber diese Verspätung der Zool. Station viel genützt, denn schon wenige Tage nach der Abreise des Kronprinzen ward mir von Sr. Majestät dem Könige Victor Emanuel das Comthurkreuz der italien. Krone verliehen und dadurch bezeugt, dass der Kronprinz von der Zool. Station in anerkennender Weise seinem königlichen Wirthe gegenüber gesprochen hatte. Für Den, welcher eine schwere praktische Aufgabe in fremdem Lande durchzuführen hat, ist eine solche vom Souverän dieses Landes persönlich verliehene Auszeichnung eine außerordentliche Hilfe, und sie hat auch viel zur Überwindung zahlreicher Widerstände beigetragen, mit denen ich noch jahrelang zu kämpfen hatte. Von dieser Zeit an ward ich öfters, wenn ich in Berlin mich einige Zeit aufhielt, der Ehre theilhaftig, in das Neue Palais beschieden zu werden; und die Theilnahme I. I. k. k. H. H. des Kronprinzen und der Kronprinzessin an dem Gedeihen der Zool. Station hat nie wieder aufgehört, im Gegentheil, in mehr als einem kritischen Augenblick ist entscheidende Hilfe von dort ausgegangen. Wie gegenüber dem Könige Victor Emanuel, so hat der Kronprinz auch zehn Jahre später das Interesse Sr. Majestät des jetzt regierenden Königs für die Zool. Station wach gerufen, wie ich in der »Deutschen Rundschau« bereits erzählt habe. Ich darf wohl an dieser Stelle betonen, dass der Schutz, welcher vom Neuen Palais in Potsdam sich für so lange Jahre über das Leben der Zool. Station erstreckte, auch nicht durch das tragische Leiden und den Tod des menschenfreundlichen Kaisers ein Ende nahm: Se. Majestät Kaiser Wilhelm II. hat der wissenschaftlichen Colonie am Golfe von Neapel seinen allergnädigsten Beistand nicht nur weiter verheißen, sondern bereits in sehr entscheidender Art zu beweisen geruht, wofür nicht nur der Schreiber dieser Zeilen, sondern Alle, die von der Station Vortheil und Förderung haben, zu dauerndem Dank verpflichtet sind.

Vor wenig Wochen ward ein Mann zu Grabe getragen, der gleichfalls von eingreifendster Bedeutung für die Schicksale der Zool. Station gewesen ist. Werner Siemens ist von dem Tage an, da ich ihn kennen lernte und seine Unterstützung in der Berliner Akademie zu Gunsten jenes durch Missverständnisse erst verweigerten Gutachtens erbat — worüber auch der Aufsatz in der »Deutschen Rundschau« nachgelesen werden möge — ein warmer Gönner der

Digitized by Google

Zool. Station gewesen und zugleich bis zum Tage seines Todes ein herzlicher Freund ihres Erbauers. Sein Eintreten für die Zool. Station im Schoße der Berliner Akademie bei mehr als einer Gelegenheit, so besonders als es sich um die Zuweisung des Geldes zum Bau des »Johannes Müller« handelte, ferner seine Initiative, als er nach seinem ersten Besuche Neapels der Zool. Station nicht nur ein ansehnliches Geldgeschenk machte, sondern auch in Berlin ein kleines Comité bildete, um eine dauernde Reichssubvention für die Station zu schaffen, haben die materiellen und moralischen Kräfte der Anstalt außerordentlich gesteigert. Gerade der Gedanke, welcher in der Zool. Station sich so intensiv verkörperte, ein großes Institut zu gründen, welches ausschließlich der Forschung dienen sollte, begegnete seiner lebhaftesten Theilnahme, und ich erinnere mich sehr gut des Tages, da er mit mir in seinem Wagen von Berlin nach Charlottenburg hinausfuhr und mir die erste Mittheilung von seinem Plane machte, ein großes physikalisches Institut — die jetzige physikalische Reichsanstalt — hervorzurufen, welches ausschließlich Forschungszwecken gewidmet und so gestellt sein sollte, dass die Kräfte der daran thätigen Forscher nicht durch Dociren oder Examiniren abgelenkt würden; er exemplificirte dabei auf die Zool. Station. Das war Jahre vor den bezüglichen Verhandlungen mit der Preußischen Regierung, und aus dieser seiner eigenen Tendenz heraus erfasste er auch mit so großer Wärme meine Bestrebungen, über welche ich ihm bereits im Jahre 1877 auf einer Fahrt von Neapel nach Capri an Bord des »Johannes Müller« und dann in Capri selber lange und ausführlich berichten konnte — Unterhaltungen, die sich dann fast alljährlich bei meinen Besuchen in Berlin und in dem gastfreien Siemens'schen Hause fortsetzten. Und oft hat Werner Siemens dabei geäußert, dass er, wäre er nicht bereits Elektriker geworden, sich wohl am liebsten der Biologie, freilich aber der experimentellen, gewidmet haben würde, und noch in dem letzten Winter, den er z. Th. in Neapel zubrachte, interessirte er sich lebhaft für die Fortschritte unserer Erkenntnis von der Structur der Zelle, des Mechanismus ihrer Theilung und Fortpflanzung und der daran sich knüpfenden Theorien über Vererbung und mechanische Auffassung der Lebensfunctionen überhaupt. Aber auch andere rein organisatorische Fragen nahmen sein Interesse in Anspruch, und gerade die oben erörterten Schwierigkeiten einer ausreichenden Organisation der Jahresberichterstattung fanden bei ihm vollstes Verständnis und lebhafteste Zustimmung. Auch er war überzeugt, das keine Zeit zu verlieren sei, um diese wichtige Function

Digitized by Google

aus dem chaotischen Zustande herauszuführen, in dem sie dermalen sich befindet, und versicherte, dass es in dem ihm näher liegenden Gebiete der physikalischen Wissenschaften damit gleichfalls sehr schlimm stünde. Wie sein Tod für ganz Deutschland und darüber hinaus ein schwerer und unersetzlicher Verlust ist, so hat auch die Zool. Station und der Schreiber dieser Zeilen in ihm einen einflussreichen und treuen Freund verloren, dessen Fehlen sich noch oft geltend machen wird.

In anderen Beziehungen zur Zool. Station stand ein dritter Mann, von dem die Welt außerhalb Neapels wenig gewusst hat, der aber für das Gedeihen der Station eine lange und nachhaltige Bedeutung gehabt hat: der vor zwei Jahren verstorbene deutsche Generalconsul in Neapel, Herr Otto Beer, Theilhaber der großen hiesigen Firma Aselmeyer, Peister & Comp. Er war in jeder Beziehung ein self made man, war als junger Mensch völlig mittellos nach Neapel gekommen, hatte sich aber durch Fleiß, Klugheit und Tüchtigkeit bis zum Theilhaber einer der größten Firmen Neapels hinaufgearbeitet und ward im Jahre 1874 zum deutschen Generalconsul ernannt. Als solchen lernte ich ihn kennen und gewann in ihm nicht nur einen officiellen Vertreter und Helfer, sondern auch einen Freund. Wie wichtig gerade eine solche Persönlichkeit für das erste Jahrzehnt der Zool. Station war, werden vielleicht nur Wenige selbst unter den unmittelbar an den Zielen der Station betheiligten Forscher zu ermessen wissen. Denn man möge sich das Eine ja nicht verhehlen: die Zool. Station, so sehr sie ein den höchsten Aufgaben der Wissenschaft geweihtes Institut war, musste doch diese Ziele auf Wegen zu erreichen suchen, welche sie mit großen industriellen oder Handels-Unternehmen in näheren Vergleich setzen ließ als mit Universitäts-Laboratorien, die vom Staate gebaut und mit festen Einnahmen dotirt werden. Gleich von vorn herein handelte es sich um die Verleihung einer Concession, um Contracte, um Bau-Unternehmer, um Verhandlungen mit dem ganzen vielköpfigen Apparat von municipalen, provinzialen und staatlichen Autoritäten. In dem Aufsatze der »Deutschen Rundschau« habe ich zwei Episoden erzählt, die ein kleines Bild der Schwierigkeiten abgeben dürften, mit welchen ich damals zu kämpfen hatte. Ich könnte dieses Bild mit Leichtigkeit ins Ungemessene ausdehnen, wollte ich eine auch nur einigermaßen erschöpfende Darstellung der ersten Jahre, des ersten Jahrzehnts der Zool. Station geben. Fast zu gleicher Zeit mit mir trat in Neapel ein großer Unternehmer, ein

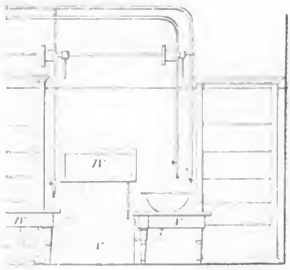
Digitized by Google

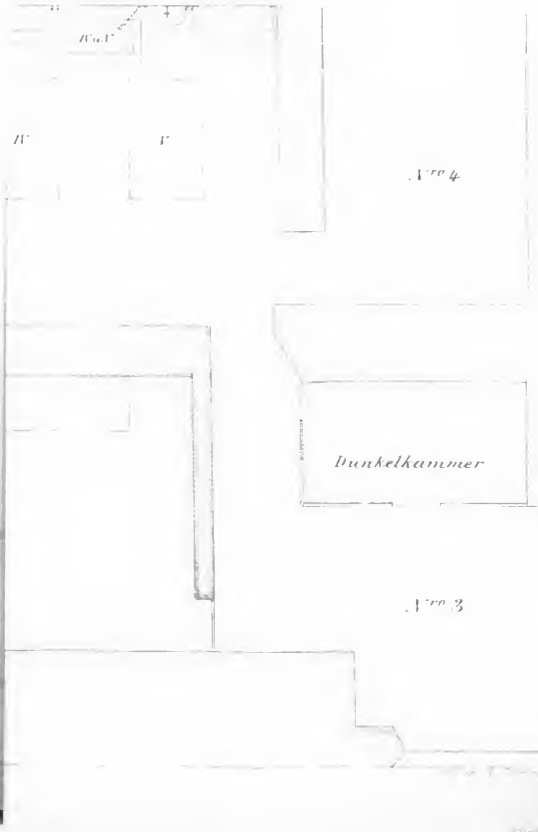
belgischer Baron D..... auf, welcher dem Municip den Vorschlag machte, durch die Herstellung eines großen Quais an der Riviera di Chiaia und längs der Villa Reale diese wesentlich zu verbreitern und dem Meere ein großes Areal zu Bebauungszwecken abzugewinnen. Wir trafen uns sehr oft, sowohl im Municip, wie auch in der Villa Reale, und haben oft und Jahre hindurch in Gesprächen unsre Erlebnisse ausgetauscht — ein Beweis, wie weit mein Unternehmen in seinen Entwicklungswegen in das rein Industrielle hinübergriff. Wir haben Beide unsre Ziele vollkommen erreicht und wurden oft von den Beamten des Municips als Muster der Beharrlichkeit citirt, denen der Erfolg desshalb auch sicher wäre — mit dem Unterschiede jedoch, dass der belgische Baron als reicher Mann Neapel verließ, die Früchte meiner Arbeit aber in den Vortheilen ruhen, welche die Wissenschaft selbst durch die Zool. Station gewonnen hat. Es lag in der Natur der Dinge, dass Generalconsul Beer mir nicht in irgend einer wissenschaftlichen Wendung oder Aufgabe helfen konnte, wohl aber mit Rath und That in Situationen beistand, in welchen er als Kaufmann und angesehener Industrieller eine große Erfahrung besaß. Und dabei bildete er sich ein eignes Urtheil über meine Competenz, auf die Dauer mit solchen Aufgaben fertig zu werden, und dies sein Urtheil ist mir oft zu Gute gekommen, wenn er als deutscher Generalconsul von den heimischen staatlichen Autoritäten amtlich darüber befragt ward, ob mein Unternehmen, von seinem Standpunkte aus beurtheilt, als ein gesundes, gut angelegtes und mit der erforderlichen Sachkenntnis betriebenes durch staatliche Mittel unterstützt werden sollte. Ich habe später erfahren, wie anerkennend Herr Beer von meinen Leistungen als Geschäftsmann und in der Behandlung der vielen, oft recht schwierigen localen und allgemeinen Situationen geurtheilt hat; ich darf aber wohl als besten Beweis für dies sein Urtheil den Umstand anführen, dass er als Banquier der Zool. Station in den vielen und langjährigen finanziellen Nöthen mit seinem Credit beigestanden hat, der zu gewissen Zeiten bis zur Höhe von achtzigtausend Francs anwuchs. Oft erhöhte er auch mein Zutrauen zur eignen Sache durch seine Überzeugung, es werde zwar Jahre dauern, aber schließlich würde sie doch triumphiren. So hat Herr Beer es noch erlebt, dass die Zool. Station nicht nur die ihm geschuldete Summe zurückzahlen konnte, sondern auch an Ansehen und Geltung in der wissenschaftlichen, ja in der ganzen gebildeten Welt die Stellung erwarb, die er ihr von Herzen gönnte und zu deren Erringung er in den langen Jahren

Digitized by Google

seiner Consulatsverwaltung so viel und so energisch beigetragen hat. Ihm schulden Alle, welche von der Zool. Station Vortheil gezogen haben, großen Dank, und mir ist es ein Bedürfnis, dem einfachen und anspruchslosen Manne diesen Dank noch in sein Grab nachzurufen.

Digitized by Google





Digitized by Google

Digitized by Google

Autorenregister

zu Band 1—10 (1879—1893).

Albert, Friedrich, Über die Fortpflanzung von *Haplosyllis spongicola* Gr. 7. Bd. 1886 p. 1—26 T. 1.

Ambronn, H., Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken. 9. Bd. 1890 p. 475—478.

——, Über den Glanz der Sapphirinen. 9. Bd. 1890 p. 479—482.

Andres, Angelo, Intorno all' *Edwardsia Claparedii* (*Halcampa Claparedii* Panc.). 2. Bd. 1880 p. 123—142 T. 8.

——, Prodromus neapolitanae actiniarum faunae addito generalis actiniarum bibliographiae catalogo. 2. Bd. 1881 p. 305—371.

——, Intorno alla scissiparità delle attinie. 3. Bd. 1881 p. 124—148 T. 7.

Andres, A., W. Giesbrecht & P. Mayer, Neuerungen in der Schneidetechnik. 4. Bd. 1883 p. 429—436 2 Figg.

Antipa, Gr., Eine neue Stauromeduse (*Capria* n. *Sturdzii* n.). 10. Bd. 1893 p. 618—632 T. 40.

Apáthy, István, Methode zur Verfertigung längerer Schnittserien mit Celloidin. 7. Bd. 1887 p. 742—748.

——, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. 8. Bd. 1888 p. 153—232 T. 8 u. 9.

——, Contractile und leitende Primitivfibrillen. 10. Bd. 1892 p. 355—375 T. 24.

Beard, John, On the Life-History and Development of the Genus *Myzostoma* (F. S. Leuckart). 5. Bd. 1884 p. 544—580 T. 31 u. 32.

Bedot, M., Sur la faune des Siphonophores du Golfe de Naples. 3. Bd. 1881 p. 121—123.

Bemmelen, J. F. van, Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. 6. Bd. 1885 p. 165—184 T. 11 u. 12.

Bergh, R., Über die Gattung *Peltodoris*. 2. Bd. 1880 p. 222—232 T. 11.

——, Beitrag zu einer Monographie der Gattung *Marionia*, Vayss. 4. Bd. 1883 p. 303—326 T. 21.

Berthold, G., Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. 2. Bd. 1880 p. 72—82.

——, Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. 2. Bd. 1881 p. 401—413 T. 17.

——, Über die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher daselbst beobachteten Arten. 3. Bd. 1882 p. 393—536 3 Tabellen.

Blochmann, F., Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien. 5. Bd. 1884 p. 28—49 T. 3.

Brandt, Karl, Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. 2. Artikel. 4. Bd. 1883 p. 191—302 T. 19 u. 20.

Brock, J., Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. 2. Bd. 1881 p. 415—494 T. 18—20.

Bürger, Otto, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Wirbellosen. Neue Untersuchungen über das Nervensystem der Nemertinen. 10. Bd. 1891 p. 206—251 T. 14, 15.

Digitized by Google

Cano, G., Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. 9. Bd. 1891 p. 503—532 T. 17.
——, Sviluppo e Morfologia degli Oxyrhynchi. 10. Bd. 1893 p. 527—583 T. 34—36.
Chun, Carl, Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. 1. Bd. 1879 p. 180—217 T. 6.
Coggi, Alessandro, Intorno ai corpi rossi della vescica natatoria di alcuni Teleostei. 7. Bd. 1887 p. 381—400 T. 14.
Cunningham, J. T., Note on the structure and relations of the kidney in *Aplysia*. 4. Bd. 1883 p. 420—428 T. 30.
Daday, Eugen v., Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Infusorien-Fauna des Golfes von Neapel. 6. Bd. 1886 p. 481—498 T. 25.
——, Monographie der Familie der Tintinnodeen. 7. Bd. 1887 p. 473—591 T. 18—21.
Davidoff, M. v., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 1. Abschnitt. Die Reifung des Eies. 9. Bd. 1889 p. 113—178 T. 5 u. 6.
——, Idem 2. Abschnitt. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Keimblätter. 9. Bd. 1891 p. 533—651 Fig. T. 18—24.
Della Valle, A., Sui Coriceidi parassiti, e sull' anatomia del gen. *Lichomolgus*. 2. Bd. 1880 p. 83—106 T. 5 u. 6.
Dohrn, Anton, Neue Untersuchungen über Pycnogoniden. 1. Bd. 1878 p. 28—39.
——, Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1876—1878. 1. Bd. 1878 p. 137—164.
——, Zur Abwehr. 2. Bd. 1880 p. 113—122.
——, Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1879 und 1880. 2. Bd. 1881 p. 495—514.
——, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 1. Der Mund der Knochenfische. 2. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei den Teleostiern. 3. Bd. 1881 p. 252—279 T. 15—19.
——, Bericht über die Zoologische Station während des Jahres 1881. 3. Bd. 1882 p. 591—602.
——, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 3. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei *Petromyzon Planeri*. 4. Bd. 1883 p. 172—189 T. 18.
——, Idem. 4. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. 5. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei *Petromyzon Planeri*. 6. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. 5. Bd. 1884 p. 102—195 T. 5—11.
——, Idem. 7. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. 8. Die Thyreoidea bei *Petromyzon*, *Amphioxus* und den Tunicaten. 6. Bd. 1885 p. 1—92 T. 1—8.
——, Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1882—1884. 6. Bd. 1885 p. 93—148 m. 1 Abbildung.
——, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 9. Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des *Amphioxus*, und die Reste der Beckenflosse bei *Petromyzon*. 10. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges. 6. Bd. 1885 p. 399—480 T. 23 u. 24.
——, Idem. 11. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. 7. Bd. 1886 p. 128—176 T. 2—5.
——, Idem. 12. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, *Ammocoetes* und Tunicaten. 7. Bd. 1887 p. 301—337 T. 4 u. 5.
——, Idem. 13. Über Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*. 8. Bd. 1888 p. 233—306 T. 10—15.
——, Idem. 14. Über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. 8. Bd. 1888 p. 441—461 T. 22.
——, Idem. 15. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. 9. Bd. 1890 p. 330—431 T. 14 u. 15.
——, Idem. 16. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. 10. Bd. 1891 p. 1—40 T. 1—5.

Digitized by Google

Dohrn, Anton, Idem. 17. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. 10. Bd. 1891 p. 255—341 T. 16—23.
——, Bericht über die Zoologische Station während der Jahre 1885—1892. 10. Bd. 1889 p. 633—674.
Du Plessis, G., Catalogue provisoire des Hydroïdes Méduisipares (Hydroméduses vraies) observés durant l'hiver 1879/80 à la Station Zoologique de Naples. 2. Bd. 1880 p. 143—149.
——, Observations sur la Cladocoryne flocconeuse (*Cladocoryne floccosa*. Rotch). 2. Bd. 1880 p. 176—196 T.
Eisig, Hugo, Die Segmentalorgane der Capitelliden. Auszug aus einer Monographie der Capitelliden. 1. Bd. 1878 p. 93—118 T. 4.
——, Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Zweiter Auszug aus einer Monographie der Capitelliden. 1. Bd. 1879 p. 278—343 T. 7.
——, Über das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden. 2. Bd. 1881 p. 255—304 2 Figg. T. 12—14.
Emery, Carlo, Contribuzioni all' Ittiologia. 1. Le metamorfosi del *Trachypterus taenia*. 1. Bd. 1879 p. 581—592 T. 18.
——, Idem. 3. Aggiunte alla Sinonimia e alla Storia naturale dei *Fierasfer*. 4. Sulle condizioni di vita di giovani individui del *Tetragonurus Cuvieri*. 3. Bd. 1882 p. 281—283.
——, Idem. 5. *Peloria Rueppeli* Cocco. 6. Metamorfosi del *Rhomboidichthys podas* L. 7. Forme larvali di Scopelidi. 8. Le forme larvali dei *Blennius* del Golfo di Napoli. 9. Ancora poche parole sulle forme giovanili dei Macruridi. 4. Bd. 1883 p. 403—419 Fig. T. 28 u. 29.
——, Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del genere *Scopelus*. 5. Bd. 1884 p. 471—482 T. 27.
——, Contribuzioni all' Ittiologia. 10. *Peristethus cataphractus* e *Trigla hirundo*. 11. *Polyprion cernium*. 12. *Trachinus* sp? 13. *Bellottia apoda* Gigl. 14. *Pteridium atrum* Risso. 15. *Physis mediterranea*. 16. *Rhomboidichthys podas* e *mancus*. 17. Larva di genere ignoto. 6. Bd. 1885 p. 149—164 Fig. T. 9 u. 10.
——, Intorno alla muscolatura liscia e striata della *Nephthys scolopendroides* D. Ch. 7. Bd. 1887 p. 371—380 T. 13.
Entz, Géza, Über Infusorien des Golfes von Neapel. 5. Bd. 1884 p. 289—414 T. 20—25.
——, Zur näheren Kenntnis der Tintinnoden. 6. Bd. 1885 p. 185—216 T. 13 u. 14.
Erlanger, R. v., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden. 10. Bd. 1892 p. 376—407 Fig. T. 25, 26.
Falkenberg, P., Über *Discosporangium*, ein neues Phaeosporeen-Genus. 1. Bd. 1878 p. 54—66 T. 2.
——, Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. Nach Beobachtungen in der Zool. Station während der Jahre 1877—78 zusammengestellt. 1. Bd. 1879 p. 218—277.
——, Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. 1. Bd. 1879 p. 420—447 T. 13.
Frenzel, Johannes, Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. 5. Bd. 1884 p. 50—101 T. 4.
Friedlaender, Benedict, Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. 9. Bd. 1889 p. 205—265 T. 8.
Giesbrecht, Wilhelm, Methode zur Anfertigung von Serien-Präparaten. 3. Bd. 1881 p. 181—186.
——, Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. 3. Bd. 1882 p. 293—372 T. 22—24.
——, s. Andres.
Greeff, Richard, Über die Alciopiden des Mittelmeeres und insbesondere des Golfes von Neapel. 1. *Alciopa Krohnii* nov. spec. 1. Bd. 1879 p. 448—458 T. 14.
Harmer, Sidney F., On a method for the silver staining of marine objects. 5. Bd. 1884 p. 445—446.
Herter, Erwin, Zur Kenntnis des Stoffwechsels der Fische, speciell der Selachier. 10. Bd. 1891 p. 342—354.
Hjort, Johan, Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. 10. Bd. 1893 p. 584—617 T. 37—39.

Digitized by Google

Jaquet, Maurice, Recherches sur le Système vasculaire des Annélides. 6. Bd. 1885 p. 297—398 T. 20—22.

Koch, G. v., Über die Entwicklung des Kalkskeletes von *Asteroides calycularis* und dessen morphologische Bedeutung. 3. Bd. 1882 p. 284—292 T. 20 u. 21.

——, Vorläufige Mittheilungen über die Gorgonien (Alcyonaria axifera) von Neapel und über die Entwicklung der *Gorgonia verrucosa.* 3. Bd. 1882 p. 537—550 15 Figg.

——, Die Antipathiden des Golfes von Neapel. Vorläufige Mittheilung. 9. Bd. 1889 p. 187—204 10 Figg.

——, Die Alcyonacea des Golfes von Neapel. 9. Bd. 1891 p. 652—676 28 Figg. T. 25.

Korotneff, A., Zur Histologie der Siphonophoren. 5. Bd. 1884 p. 229—288 9 Figg. T. 14—19.

——, La *Dolchinia mirabilis* (nouveau Tunicier). 10. Bd. 1891 p. 187—205 Fig. T. 12 und 13.

Kossmann, R., Die Entonisciden. 3. Bd. 1881 p. 149—169 T. 8 u. 9.

——, Studien über Bopyriden. 3. *Jone thoracica* und *Cepon portuni.* 3. Bd. 1881 p. 170—183 T. 10 u. 11.

Krukenberg, C. Fr. W., Über die chemische Beschaffenheit der sog. Hornfäden von *Mustelus* und über die Zusammensetzung der keratinösen Hüllen um den Eiern von *Scyllium stellare.* 6. Bd. 1885 p. 286—296.

Lang, Arnold, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. 1. Das Nervensystem der marinen Dendrocoelen. 1. Bd. 1879 p. 459—488 T. 15 u. 16.

——, 2. Über das Nervensystem der Trematoden. 2. Bd. 1880 p. 28—52 14 Figg. T. 1—3.

——, Notiz über einen neuen Parasiten der *Tethys* aus der Abtheilung der rhabdocoelen Turbellarien. 2. Bd. 1880 p. 107—112 T. 7.

——, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. 3. Das Nervensystem der Cestoden im Allgemeinen und dasjenige der Tetrarhynchen im Besonderen. 2. Bd. 1881 p. 372—400 8 Figg. T. 15 u. 16.

——, Idem. 4. Das Nervensystem der Tricladen. 3. Bd. 1881 p. 53—96 T. 5 u. 6.

——, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen. 3. Bd. 1881 p. 187—251 T. 12—14.

Lo Bianco, S., Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. 8. Bd. 1888 p. 385—440.

——, Metodi usati nella Stazione Zoologica per la conservazione degli animali marini. 9. Bd. 1890 p. 435—474.

Ludwig, Hubert, Die Echinodermen des Mittelmeeres. Prodromus einer monographischen Bearbeitung derselben. 1. Bd. 1879 p. 523—580.

——, Über einige seltenere Echinodermen des Mittelmeeres. 2. Bd. 1880 p. 53—71 T. 4.

Lwoff, Basilius, Über Bau und Entwicklung der Chorda von *Amphioxus.* 9. Bd. 1891 p. 483—502 T. 16.

Maas, Otto, Die Metamorphose von *Esperia lorenzi* O. S. nebst Beobachtungen an anderen Schwammlarven. 10. Bd. 1892 p. 408—440 T. 27, 28.

Mayer, Paul, Carcinologische Mittheilungen. 1. Über die Drüsen in den Beinen der Phronimiden. 2. Die Gehäuse der Phronimiden. 3. Über einige Jugendstadien von *Penaeus Caramote.* 4. Die Scheerenschwielen von *Heterograpsus Lucasii.* 5. *Penella* und *Conchoderma.* 1. Bd. 1878 p. 40—53 4 Figg. T. 1.

——, Idem. 6. Über den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden. 1. Bd. 1879 p. 165—179 T. 5.

——, Idem. 7. Ein neuer parasitischer Copepode. 8. Über Farbenwechsel bei Isopoden. 1. Bd. 1879 p. 515—522 T. 17.

——, Über die in der Zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden zur mikroskopischen Untersuchung. 2. Bd. 1880 p. 1—27.

——, Carcinologische Mittheilungen. 9. Die Metamorphosen von *Palaemonetes varians* Leach. 2. Bd. 1880 p. 197—221 T. 10.

——, Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten. 3. Bd. 1882 p. 551—590 2 Figg. T. 25 u. 26.

Digitized by Google

Mayer, Paul, Einfache Methode zum Aufkleben mikroskopischer Schnitte. 4. Bd. 1883 p. 521—522.
——, Die unpaaren Flossen der Selachier. 6. Bd. 1885 p. 217—285 T. 15—19.
——, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. 7. Bd. 1887 p. 338—370 T. 11 u. 12.
——, Über Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. 8. Bd. 1888 p. 307—373 T. 16—18.
——, Über das Färben mit Hämatoxylin. 10. Bd. 1891 p. 170—186.
——, Über das Färben mit Carmin, Cochenille und Hämateïn-Thonerde. 10. Bd. 1892 p. 480—504.
——, Zur Kenntnis von *Coccus cacti*. 10. Bd. 1892 p. 505—518 T. 32.
——, s. Andres.
Meyer, Eduard, Studien über den Körperbau der Anneliden. I—III. 7. Bd. 1887 p. 592—741 3 Figg. T. 22—27.
——, Idem. IV. 8. Bd. 1888 p. 462—662 T. 23—25.
Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. 9. Bd. 1889 p. 1—112 T. 1—4.
——, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti. 9. Bd. 1889 p. 266—304 T. 9—11.
Monticelli, Fr. Sav., Contribuzioni allo studio della fauna elmintologica del golfo di Napoli. 1. Ricerche sullo *Scolex polymorphus* Rud. 8. Bd. 1888 p. 85—152 3 Figg. T. 6 u. 7.
Örley, Ladislaus, Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. 5. Bd. 1884 p. 197—228 T. 12 u. 13.
Ostroumoff, A., Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. 7. Bd. 1887 p. 177—190 T. 6.
Patten, William, Eyes of Molluscs and Arthropods. 6. Bd. 1886 p. 542—756 T. 28—32.
Pictet, C., Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. 10. Bd. 1891 p. 75—152 T. 8—10.
Plate, Ludwig, Über einige ektoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel. 7. Bd. 1887 p. 234—263 T. 8.
Preis-Verzeichnis der durch die Zoologische Station zu beziehenden conservirten Seethiere. 1. Bd. 1879 p. 344—355.
Preis-Verzeichnis der durch die Zoologische Station zu beziehenden mikroskopischen Präparate. 2. Bd. 1880 p. 238—253.
Preis-Verzeichnis, Zweites, der durch die Zoologische Station zu Neapel zu beziehenden conservirten Seethiere. 2. Bd. 1881 p. 515—530.
Preyer, W., Über die Bewegungen der Seesterne. Eine vergleichend physiologisch-psychologische Untersuchung. 1. Hälfte. 7. Bd. 1886 p. 27—127 27 Figg. 2. Hälfte 1887 p. 191—233 T. 7.
Raffaele, Fed., Le uova galleggianti e le larve dei Teleostei nel golfo di Napoli. 8. Bd. 1888 p. 1—84 T. 1—5.
——, Note intorno alle specie mediterranee del genere *Scopelus*. 9. Bd. 1889 p. 179—186 T. 7.
——, Sullo spostamento postembrionale della cavità addominale nei Teleostei. 9. Bd. 1890 p. 305—329 T. 12 u. 13.
——, Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei. 10. Bd. 1892 p. 441—479 T. 29—31.
Salensky, W., Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. 4. Bd. 1883 p. 90—171 T. 6—17, p. 327—402 5 Figg. T. 22—27.
Schlemenz, Paulus, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). 5. Bd. 1884 p. 509—543.
——, Idem. Zweiter Theil. 7. Bd. 1887 p. 423—472 T. 16 u. 17.
——, Wie bohrt *Natica* die Muscheln an? 10. Bd. 1891 p. 153—169 T. 11.
Schmidtlein, Richard, Beobachtungen über die Lebensweise einiger Seethiere innerhalb der Aquarien der Zoologischen Station. 1. Bd. 1878 p. 1—27, 1879 p. 489—514.
——, Vergleichende Übersicht über das Erscheinen größerer pelagischer Thiere während der Jahre 1875—77. 1. Bd. 1878 p. 119—123.
——, Beobachtungen über Trächtigkeits- und Einblage-Perioden verschiedener Seethiere. Januar 1875—Juli 1878. 1. Bd. 1878 p. 124—136.

Digitized by Google

Schmidtlein, Richard, Vergleichende Übersicht über das Erscheinen größerer pelagischer Thiere und Bemerkungen über Fortpflanzungsverhältnisse einiger Seethiere im Aquarium. 2. Bd. 1880 p. 162—175.
Schmiedeberg, O., Über die chemische Zusammensetzung der Wohnröhren von *Onuphis tubicola* Müll. 3. Bd. 1882 p. 373—392.
Schmitz, Fr., *Halosphaera*, eine neue Gattung grüner Algen aus dem Mittelmeere. 1. Bd. 1878 p. 67—92 T. 3.
Semon, Richard, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. 1. Mittheilung. 7. Bd. 1887 p. 272—300 T. 9 u. 10.
——, Idem. 2. Mittheilung. 7. Bd. 1887 p. 401—422 T. 15.
Sharp, Benjamin, On the Visual Organs in Lamellibranchiata. 5. Bd. 1884 p. 447—470 T. 26.
Shipley, Arthur E., On the Structure and Development of *Argiope*. 4. Bd. 1883 p. 494—520 T. 39 u. 40.
Spengel, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der *Bonellia*. 1. Bd. 1879 p. 357—419 T. 8—12.
——, *Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende Eunicee. 3. Bd. 1881 p. 15—52 T. 2—4.
——, Zur Anatomie des *Balanoglossus*. Vorläufige Mittheilungen. 5. Bd. 1884 p. 494—508 T. 30.
Traustedt, M. P. A., Die einfachen Ascidien (Ascidiae Simplices) des Golfes von Neapel. 4. Bd. 1883 p. 448—488 T. 33—37.
Valiante, R., Sopra un' Ectocarpea parassita della *Cystoseira Opuntioides* (*Strebloncmopsis irritans*). 4. Bd. 1883 p. 489—493 T. 38.
Vigelius, W. J., Untersuchungen an *Thysanoteuthis rhombus* Troscl. Ein Beitrag zur Anatomie der Cephalopoden. 2. Bd. 1880 p. 150—161 3 Figg.
——, Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. 6. Bd. 1886 p. 499—541 T. 26 u. 27.
——, Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. 8. Bd. 1888 p. 374—376 T. 19.
Vosmaer, G. C. J., Studies on Sponges. 1. On *Velinea gracilis* n. g.; n. sp. 4. Bd. 1883 p. 437—447 T. 31 u. 32.
——, Idem. 2. On the supposed difference between *Leucandra crambessa* H. and *aspera* (O. S.) H., with an attempt to explain it. 3. On Haeckel's entogastric septa. 4. On the relation between certain Monactinellidae and Ceraospongiae. 5. Bd. 1884 p. 483—493 T. 28 u. 29.
Walther, Johannes, Die geographische Verbreitung der Foraminiferen auf der Secca di Benda Palumma im Golfe von Neapel. 8. Bd. 1888 p. 377—384 T. 20 u. 21.
Weismann, August, Über eigenthümliche Organe bei *Eudendrium racemosum* Cav. 3. Bd. 1881 p. 1—14 T. 1.
Whitman, C. O., A Contribution to the Embryology, Life-history, and Classification of the Dicyemids. 4. Bd. 1883 p. 1—89 T. 1—5.
Wilson, Edmund B., The mesenterial Filaments of the Alcyonaria. 5. Bd. 1884 p. 1—27 T. 1 u. 2.
Wistinghausen, C. v., Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten. 1. Theil. 10. Bd. 1891 p. 41—74 T. 6, 7.
Yung, Émile, De l'influence des lumières colorées sur le développement des animaux. 2. Bd. 1880 p. 233—237.
——, Recherches expérimentales sur l'action des poisons chez les Céphalopodes. 3. Bd. 1881 p. 97—120.
Zoja, R., Intorno ad un nuovo idroide. 10. Bd. 1893 p. 519—526 T. 33.
Zschokke, Fritz, Helminthologische Bemerkungen. 7. Bd. 1887 p. 264—271.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

FOUND IN LIBRARY
OCT 1 1918

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 03390 4692

Digitized by Google

Digitized by Google